VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ БИОСФЕРЫ
СОВЕТСКИЙ КОМИТЕТ ПО ПРОГРАММЕ ЮНЕСКО «ЧЕЛОВЕК И БИОСФЕРА»
АКАДЕМИЯ НАУК ЛИТОВСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ И ПАРАЗИТОЛОГИИ
ЛЕНИНГРАДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ И СТРУКТУРЫ ВИДОВ ПТИЦ В ПРЕДЕЛАХ ИХ АРЕАЛОВ

Часть первая

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МОКСЛАС», ВИЛЬНЮС, 1977

М54 **Методики** исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. [Сб. статей.] Ч. 1. Вильнюс, «Мокслас», 1977 © ИЗП

136 с. с ил. (АН ЛитССР. Ин-т зоологии и паразитологии. АН СССР. Науч. совет по проблемам биосферы. Сов. комитет по программе ЮНЕСКО «Человек и биосфера». Ленинград гос ун-т) Список лит. в конце статей.

Для получения сравнительных материалов по болезням и паразитам птиц требуется единое методическое руководство по сбору материала. В данном сборнике даются указания по сбору, фиксации и пересылке паразитов, а также взятию, обработке и пересылке патологического материала для диагностики инфекционных заболеваний. Приводятся основные черты клинической картины чаще встречаемых инфекционных болезней.

М $\frac{21008-016}{М854(10)-77}$ В—77 596.4

Lietuvos TSR Mokslų akademija
Zoologijos ir parazitologijos institutas

PAUKŠČIŲ RŪŠIŲ PRODUKTYVUMO IR STRUKTŪROS TYRIMO
JŲ AREALO RIBOSE METODIKOS

Академия наук Литовской ССР
Институт зоологии и паразитологии

МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ
И СТРУКТУРЫ ВИДОВ ПТИЦ
В ПРЕДЕЛАХ ИХ АРЕАЛОВ

ИБ № 333

Редактор М. Мартынова. Художник Г. Юркунене. Худ. редактор В. Аяускас. Тех редактор Б. Толвайшене. Корректор Т. Вальмус. Сдано в набор 12.IX.1976 Подписано к печати 19.I.1977 Бумага типографская № 1, формат 60×90 1/16 8,5 п. л., 8,40 уч.-изд. л. ЛЗ 0512 Тираж 2000 экз. Цена 1,53 руб. Издательство «Мокслас», Вильнюс, [illegible]ско, 15 Отпечатано в тип. «Пяргале», Вильнюс, Латако, 6 Заказ № [illegible]028.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение 3

~~Л. Н. Добринский. Методика изучения внутривидовой изменчивости морфофизиологических признаков птиц .... 4~~

Ю. В. Костин. О методике ооморфологических исследований и унификации описаний оологических материалов 14

А. М. Болотников, С. С. Калинин. Методика изучения насиживания и инкубации 23

Г. А. Носков, Т. А. Рымкевич. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки у птиц 37

А. В. Бардин. Метод меченых особей в исследовании территориального поведения птиц (вопросы терминологии) 49

К. В. Большаков. О комплексном изучении ночной миграции птиц 56

В. А. Паевский. Основные методы определения демографических параметров популяций птиц 70

Н. А. Рашкевич. Методика изучения биоценотических связей вида в биоценозе 83

В. И. Щеголев. Количественный учет птиц в лесной зоне 95

Л. Й. Езерскас. Оценка биомассы и продуктивности вида у птиц 103

Г. Б. Зонов. Методы изучения зимнего приспособительного поведения птиц 110

Г. И. Вольскис. Методические указания по сбору материала для исследования болезней птиц и их возбудителей 121

Рефераты 128

УДК 591.465.24

О МЕТОДИКЕ ООМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ И УНИФИКАЦИИ ОПИСАНИЙ ООЛОГИЧЕСКИХ МАТЕРИАЛОВ

Ю В КОСТИН

Крымское государственное заповедно-охотничье хозяйство, Алушта

Среди различных отраслей отечественной орнитологии наименее развитой остается оология. Справочная и методическая литература по оологии на русском языке отсутствует. Описания яиц и кладок, содержащиеся в эколого-фаунистических работах, настолько разнородны, а в большинстве случаев и несовершенны методически, что не могут служить ни для видовой диагностики, ни для каких бы то ни было выводов и обобщений. Наиболее простые и легко различимые на глаз морфологические особенности яиц, такие, как преобладающая форма, наличие или отсутствие рисунка, структура скорлупы и некоторые другие, обычно учитываются систематиками при разграничении высших таксонов и распределении их по рангам. Однако современные тенденции развития систематики требуют постоянного повышения точности исследований, отыскания новых, инструментально измеримых признаков, пригодных для математической обработки; унификации терминов. Птичьи яйца в этом отношении представляют очень удобный и почти не используемый материал. В последнее время делались попытки более активно привлечь оологию к изучению внутривидовой изменчивости и для решения некоторых вопросов надвидовой систематики (А. В. Яблоков, А. В. Валецкий, 1972; В. Е. Флинт, 1972), однако исследователи здесь неизбежно сталкивались с трудностями выделения, точного измерения признаков и путаницей в терминологии.

Настоящее сообщение ставит своей целью дать схему ооморфологических признаков, методов их измерения и терминологию в объеме, рекомендуемом для неспециальных работ, в том числе для монографий по отдельным видам птиц. Принятая здесь последовательность рассмотрения признаков яиц и кладок также предлагается в качестве основы для унификации их описаний.

Поскольку таксономисты предпочитают иметь дело с наиболее стабильными и фиксируемыми признаками, ооморфология может быть сведена в основном к морфологии скорлупы, характеристике ее формы, окраски и других особенностей поверхности. Это диктуется спецификой коллекционирования и хранения оологических материалов. Нужно также отметить, что не все не-

речисленные ниже признаки в равной мере могут быть отнесены к морфологическим, поскольку некоторые из них являются исходными показателями для сравнения экологических и других особенностей таксонов. Классификация же оологических признаков при современном состоянии оологии представляется весьма проблематичной.

Морфологическая характеристика яйца

Все птичьи яйца с точки зрения математики представляют собой тела вращения с образующей переменной кривизны (рис. 1). Математически точная характеристика подобных тел вращения относится к сложным разделам аналитической геометрии и может быть дана с применением высшей математики и выведением в каждом конкретном случае формулы образующей. Разумеется, такой высокой точности и сложности вычисления показателей в оологии пока не требуется; речь идет прежде всего о замене преимущественно описательной характеристики признаков яиц и их кладок характеристикой в математическом выражении хотя бы на элементарном уровне.

Наиболее общие термины и определения. Для обозначения основных измерений, а также точек и частей поверхности скорлупы в нашей литературе не установилось единых терминов. Предлагается (рис. 1) длинную ось яйца (*ab*) называть длиной как наибольшее возможное измерение; короткую (*cd*) — диаметром как диаметр круга наибольшего поперечного сечения. Части яйца, лежащие по обе стороны плоскости наибольшего поперечного сечения, называют по-разному: полюса, концы, вершины, половины. Все эти названия не могут быть терминами, поскольку первые три скорее относятся к полярным точкам, последнее — неточно семантически. Во избежание путаницы полюсами следует называть лишь полярные точки (*a* и *b*). Нередко встречающиеся в описаниях яиц выражения «тупой и острый полюса», «округлый и конусный» и т. д. в данном случае теряют смысл, поскольку могут относиться к участкам скорлупы, а не к полярным точкам.

Для удобства описания формы и других особенностей скорлупы можно условно разделить ее на три части — две полярные зоны и интерполярную. Полярными зонами предлагается называть (рис. 1) участки поверхности скорлупы, лежащие полярнее окружностей с радиусами z_1g и z_2e; зону, лежащую между ними,— интерполярной. Вместо указанных выше неудачных названий, обозначающих разницу, далеко не всегда четко выраженную, форм полярных зон скорлупы, правильнее употреблять существующие термины: инфундибулярный полюс

и **инфундибулярная зона** (зона расположения воздушной камеры), **клоакальный полюс** и **клоакальная зона**.

Размеры (LD) определяются длиной (L) и диаметром (D). Измеряются штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Принятая форма записей: $LD(n)L_{\min}-L_{\max}\times D_{\min}-D_{\max}$; $\bar{x}LD(n)\bar{x}L\times\bar{x}D$, где n — количество измеренных яиц, $\bar{x}$ — средняя арифметическая показателя.

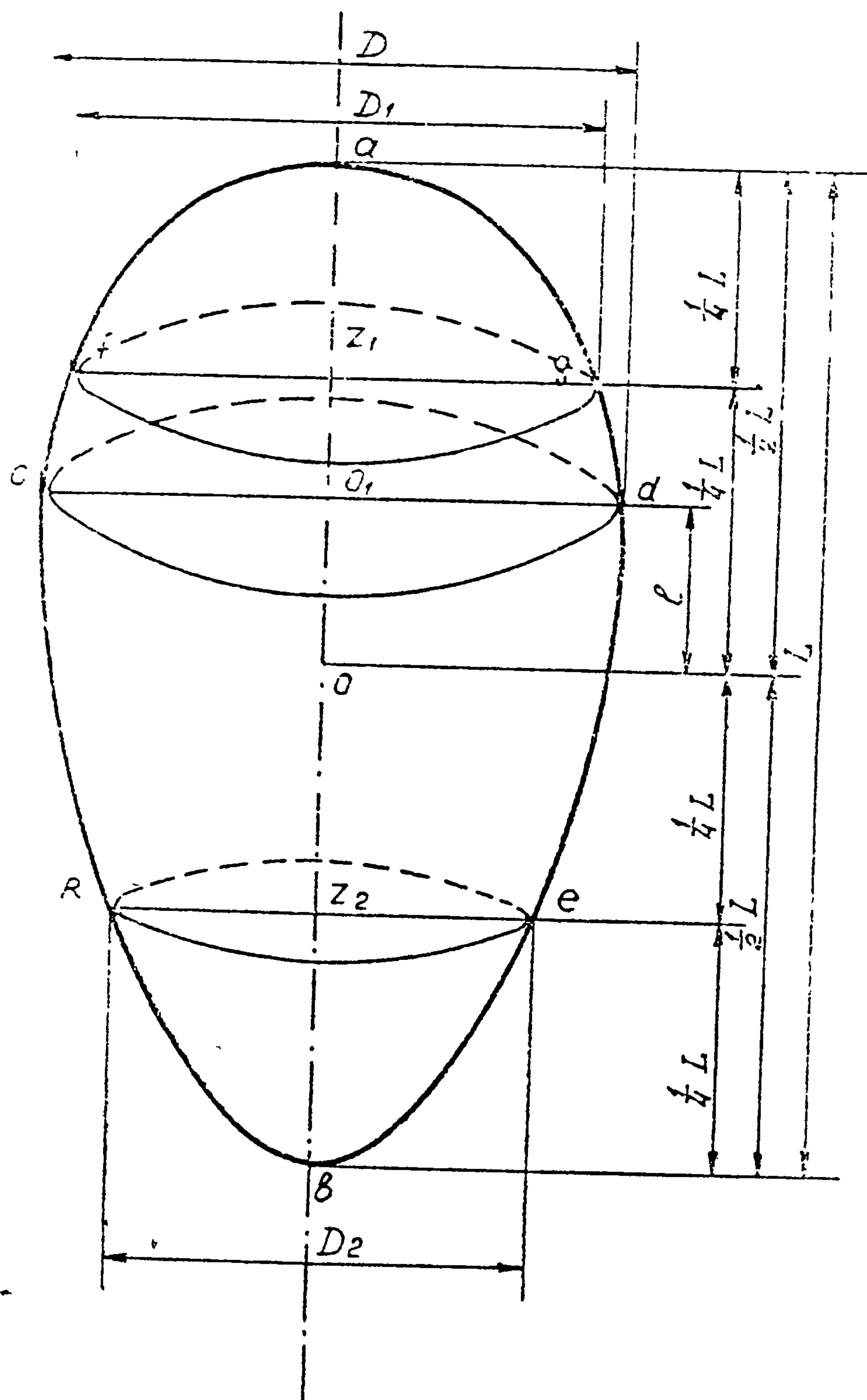


Рис. 1. Схема снятия размеров и исходных данных для вычисления индексов формы. Основные части яйца (условные обозначения см. в тексте)

Форма. В настоящее время в большинстве случаев применяется визуальное определение формы яйца. Причем разными авторами принимается различное число «основных форм», не имеющих диагностических критериев и четко установившейся терминологии. Из принятых в иностранной литературе индексов, в какой-то степени характеризующих форму яйца, можно указать два: e, который М. Шёнветтер (Schönwetter, 1960) характеризует как отношение длинного отрезка большей оси к короткому (на рис. 1 $e=\frac{ob}{ao}$), и k, равное отношению длинной оси к короткой $\left(k=\frac{L}{D}\right)$. Оба индекса определяют отклонение формы конкретного яйца от правильного шара: e отражает смещение плоскости наибольшей окружности относительно середины длины, k — удлиненность яйца. Минимальное значение обоих индексов теоретически равно единице (геометрический шар). Максимальное значение e (по нашим расчетам) равно примерно 1,8. Индекс k в наиболее удлиненных яйцах имеет значение порядка 1,65—1,75. Оба показателя вычисляются с точностью до 0,01. Таким образом, при любых значениях этих ин-

дексов первые два знака повторяются без информационной нагрузки.

При разработке предлагаемых ниже индексов за основу также принято положение, при котором все реальные формы яиц рассматриваются как отклонения от геометрического шара и цилиндра. Общие для всех форм яиц индексы V, C и P в геометрическом шаре равны нулю. Частный индекс K применяется для характеристики группы форм с минимальными значениями индексов C и P.

Индекс удлиненности определяется по формуле $V = \frac{100(L - D)}{L}$. Его абсолютное значение колеблется практически в пределах 10—75%. Замена индекса k Шёнветтера индексом V, отражающим то же свойство яйца — удлиненность, необходима для унификации индексов. Кроме того, имеет преимущество и более простая форма записи значения индекса V.

Индекс смещения плоскости наибольшего поперечного сечения относительно середины длины: $C = \frac{200l}{L}$, где l — абсолютная величина смещения, измеренная с точностью до 0,2—0,25 мм. Значение l, также как значения исходных показателей индексов P и K, не могут быть сняты непосредственно с яйца (скорлупы); они измеряются на эллипсоидной проекции яйца, полученной фотографированием или светокопированием. Светокопирование на фотобумагу наиболее удобно, так как на белом фоне проекции можно легче и точнее произвести разметку (рис. 1). Значения исходных показателей снимаются циркулем-измерителем или штангенциркулем с заостренными концами мерительных штанг.

Значение индекса C колеблется в реальных формах яиц от 2—3 до 40—45, однако при показателях индекса ниже 5—6 смещение плоскости наибольшего поперечного сечения относительно точки 0 визуально и графически улавливается значительно сложнее, чем при смещениях в 6—7 и более. C дает лишь самое общее представление о форме яйца при определенном значении индекса V, указывая координаты лишь одной точки (d) образующей кривой. Для характеристики участков образующих ad и db предлагается следующий индекс.

Индекс разности полярных зон, или индекс грушевидности определяется по формуле $P = \frac{100(D_1 - D_2)}{D_1}$. Значения D_1 и D_2 снимаются в той же проекции. P в реальных формах яиц достигает 40—45, что соответствует максимальному проявлению признака «грушевидности».

Индекс конусности полярных зон (K) вычисляется при характеристике так называемых симметричных форм яиц, для которых значения индексов C и P оказались менее 5: $K = \frac{100(D_{\ldots} - D_{\ldots})}{D}$. Значения индекса K колеблются в довольно

узких пределах — 5—20 теоретически и 8—16 практически. При бо́льших значениях индекса полярные зоны выглядят более конусными, при меньших — округлыми.

Для классификации форм птичьих яиц и унификации соответствующих терминов требуются дополнительные обширные исследования реальных форм яиц представителей всех отрядов и хотя бы большинства семейств с применением перечисленных, а возможно, и более сложных индексов.

Окраска. Пигменты могут отлагаться в слоях скорлупы двояко: диффузно, равномерно окрашивая ее в какой-нибудь цвет, и отдельными пятнами или сгустками, образуя в слоях скорлупы или на ее поверхности рисунок различной формы, цвета, интенсивности и густоты. Терминологически эти две основные формы окраски можно обозначать как ф о н и р и с у н о к по аналогии с немецкими Grund и Zeichnung.

Фон — однородная по цвету, как правило наиболее светлая часть окраски скорлупы, лишенная пигмента или пигментированная диффузно.

Рисунок — более темные чем фон элементы окраски скорлупы, образованные локальными пигментными отложениями.

Для яиц некоторых видов характерны поверхностные известковые «бородавки» и неравномерные наслоения кутикулы на более темном фоне, создающие впечатление более светлого рисунка (турач, часть веслоногих и др.). Эти признаки целесообразнее рассматривать при описании структурных признаков поверхности скорлупы (см. далее).

В зависимости от наличия или отсутствия рисунка окраску яйца считают п р о с т о й или с л о ж н о й. Описание простой окраски сводится к определению цвета скорлупы в отраженном свете. В настоящее время определение цвета и его интенсивности при зоологических работах производится в основном визуально, использование таблиц цветов (например, «Шкала цветов» А. С. Бондарцева, 1954) по ряду причин не нашло широкого применения, хотя необходимость стандартизации описания цветов вполне очевидна. Определение цветов при помощи спектрофотометров позволяет количественно определить признак цвета с последующей статистической обработкой данных.

Ц в е т с к о р л у п ы в п р о х о д я щ е м с в е т е. Для яиц некоторых видов характерно диффузное отложение пигмента в глубоко лежащих слоях скорлупы, в то время как поверхность скорлупы лишена пигмента или пигментирована иначе. Такую глубокую пигментацию можно обнаружить и инструментально измерить, поместив часть скорлупы в проходящем свете, а без разрушения скорлупы — через препаровочное отверстие, если оно не очень мало.

Наличие рисунка усложняет описание окраски, но вместе с тем вводит много дополнительных признаков, имеющих диагностическое и таксономическое значения. Практически любой ри-

сунок обладает следующими пятью признаками: 1) форма элементов, 2) глубина отложения, 3) цвет, 4) четкость, 5) характер распределения по поверхности скорлупы.

Форма элементов рисунка очень разнообразна и может быть подразделена следующим образом (рис. 2):

а) точечный рисунок — овальной, округлой формы или в виде коротеньких штришков размером не более 0.5 мм в наибольшем возможном измерении;

б) пятнистый — в форме овальных и округлых пятен более 0,5 мм; если же они бесформенные, то с округлыми краями;

в) пестрый — любых размеров (но более 0,5 мм), неправильной звездчатой формы или в виде разбрызганных капель и мазков с неровными зубчатыми краями;

г) линейный — из линий любой формы. Чаще всего это хаотическое переплетение тонких волосовидных линий, иногда элементы его единичны. Сюда же относятся и более широкие полоски, если их длина в 10 раз и более превышает ширину.

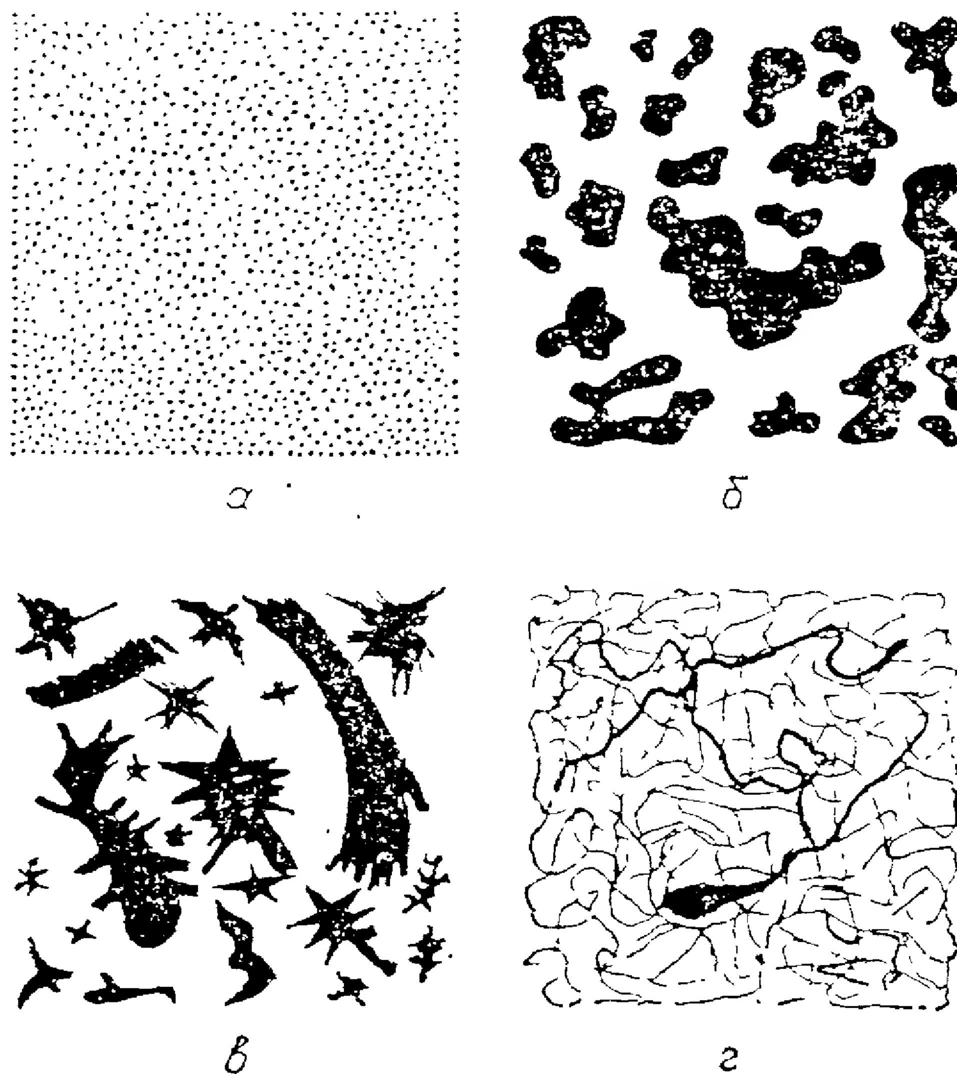


Рис. 2. Формы элементов рисунка скорлупы: *а* — точечный; *б* — пятнистый; *в* — пестрый; *г* — линейный

Глубина отложения рисунка. По этому признаку различают два основных типа — глубокий и поверхностный. Глубокий рисунок отлагается между слоями скорлупы, так что лежащие над ним известковые слои значительно ослабляют его интенсивность, визуально определяется как более блеклая часть рисунка, обычно светло-серого, бледно-бурого, бледно-фиолетового и розового цветов различных оттенков. Поверхностный рисунок сверху прикрыт лишь тонким кутикулярным слоем, иногда даже не сплошным. Внешние признаки рисунка этого типа — сочность, интенсивный цвет, иногда частичная смываемость. Чаще всего на скорлупе видны оба типа рисунка, реже — лишь глубокий, еще реже — только поверхностный. При его описании все признаки глубокого и поверхностного рисунков отмечаются отдельно.

Четкость рисунка определяется в основном для поверхностных элементов, если их общая густота не превышает 50%.

Термины четкий и размытый не нуждаются в определениях.

Густота рисунка — отношение площади скорлупы, занятой рисунком, ко всей площади скорлупы. Наиболее простой способ определения густоты рисунка — это наложение на отдельные участки скорлупы миллиметровой сетки, нанесенной на прозрачный эластичный материал. При относительно равномерном распределении рисунка по поверхности скорлупы достаточна 10%-ная выборка. При определенном навыке надежно различаются на глаз пять степеней густоты рисунка:

Степень густоты	Термин	Площадь скорлупы, занятая рисунком, %
I	Очень редкий	<20
II	Редкий	20—39
III	Средне густой	40—59
IV	Густой	60—79
V	Очень густой	>80

Общая густота рисунка оценивается визуально (рис. 3).

Рисунок по поверхности скорлупы может распределяться следующим образом:

1) с различной густотой на разных участках скорлупы с образованием более или менее заметных «шапочек» и «венчиков». Наряду с указанием места локализации отмечается разница в густоте рисунка в местах сгущения и на остальной поверхности скорлупы в процентах;

2) с определенной ориентацией элементов рисунка, создающей его вторичные формы. Примером может служить «спиральный» рисунок, представляющий собой удлиненные пятна, ориентированные под определенным углом к длинной оси яйца.

Структурные особенности поверхности скорлупы. Поскольку рассмотрению здесь подлежат лишь внешнеморфологические признаки, определяемые на макроуровне (без применения микроскопической техники), целесообразно остановиться лишь на внешних проявлениях структурных особенностей поверхности скорлупы таких, как блеск, состояние кутикулярного слоя, наличие структурных известковых образований, заметная зернистость и пористость. Степени выраженности и стабильности этих признаков у разных групп птиц очень различны и в общем слабо изучены. Вместе с тем некоторые из них имеют диагностическое значение, а возможно и таксономический вес (зеркальный блеск яиц тинаму, структура кутикулы бакланов и др.). Нам представляется возможным предложить простой метод количественного определения лишь одного из этих признаков — блеска скорлупы.

Степень блеска определяется наличием и характером блика на поверхности скорлупы, образующегося от одного источни-

ка направленного света, имеющего хорошо различимую геометрическую форму — лучше всего светящийся крест 10×10 см с шириной полос 3 см. Источник света — лампа накаливания в 75—100 ватт — может быть выполнен в форме фонаря с параллельным направлением лучей через прорезь указанной формы. Работу ведут в затемненном помещении. Исследуемое яйцо помещается в 20—25 см от светящегося экрана. Визуально хорошо различаются следующие степени блеска скорлупы:

а) матовая скорлупа совершенно не дает блика или дает едва заметные блики на небольших участках поверхности;

б) полуматовая скорлупа дает ясно различимый блик на всем своем протяжении, однако форма блика размытая, не отражает форму источника света;

в) блестящая скорлупа дает яркий блик, хорошо отражающий форму источника света, но не отражает освещенные им предметы;

г) зеркально-блестящая скорлупа не только четко отражает форму источника света, но и освещенные светлые предметы, поднесенные к скорлупе на 10—15 см.



Рис. 3. Схема условных градаций густоты рисунка скорлупы (цифры — процент площади, занятой рисунком)

Весовые признаки. Вес яйца (*G*) принято измерять с точностью до 0,1 г. Этот показатель изменяется при насиживании, поэтому желательно измерение веса свежеснесенных и слабонасиженных яиц. При необходимости вес яйца может быть вычислен ориентировочно при наличии коллекционных экземпляров скорлупы и еще менее точно по размерам и весу скорлупы (расчеты см. Г. П. Дементьев, 1940).

Вес скорлупы (*g*) измеряется с точностью до 0,01 г. Для измерений пригоден лишь правильно препарированный, механически чистый коллекционный материал.

В случае необходимости в описании могут быть введены следующие **дополнительные признаки:**

Толщина скорлупы измеряется микрометром с точностью до 0,01 мм. Измерению подлежит скорлупа из всех трех зон. Для бо́льшей точности измерения в каждой зоне снимают в 3—5-кратной повторности.

Относительная толщина скорлупы — это выраженное в процентах отношение средней толщины скорлупы к корню кубическому из веса яйца $Rd = \frac{100d}{\sqrt[3]{G}}$.

Относительный вес скорлупы вычисляется по формуле

$$Rg = \frac{100g}{G}.$$

Относительный вес яйца — это отношение веса яйца, выраженное в процентах, к весу самки и вычисленное по формуле

$$RG = \frac{100G}{G_{\text{самки}}}.$$

Характеристика кладки

Описание кладки не требует специальных методических приемов, поэтому приведем лишь перечень признаков кладки, подлежащих рассмотрению:

1) размер кладки — количество яиц в полной (законченной) кладке;

2) вес кладки — сумма веса всех яиц кладки;

3) относительный вес кладки — процентное отношение веса кладки к весу насиживающей самки;

4) положение яиц в кладке (упорядоченное, беспорядочное);

5) площадь насиживания — площадь, занимаемая полной кладкой при насиживании;

6) изменчивость яиц кладки по основным морфологическим признакам.

ЛИТЕРАТУРА

Дементьев Г. П. Руководство по зоологии. Т. VI. Птицы. М., 1940, с. 335—345.

Костин Ю. В. О морфологии птичьих яиц и терминологии их описания.— В кн.: Сб. работ по лесоводству и охотоведению. Симферополь, 1959, вып. 5, с. 135—140.

Флинт В. Е. Оологический критерий в систематике птиц.— В кн.: Современные проблемы и методы систематики животных. М., Изд-во МГУ, 1972, с. 59—61.

Яблоков А. В., Валецкий А. В. Изменчивость структур пера и окраски яиц у некоторых птиц.— Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 2, с. 218—258.

Schönwetter M. Handbuch der Oologie. Leiferung 1. Berlin, 1960, 7—8.

УДК 591.562

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ НАСИЖИВАНИЯ И ИНКУБАЦИИ

А. М. БОЛОТНИКОВ, С. С. КАЛИНИН

Пермский гос. педагогический институт

Процесс насиживания можно определить как комплекс поведенческих актов, осуществляемых птицами по регуляции режима инкубации яиц и защите гнезда. Инкубацию же следует рассматривать как совокупное действие температуры, аэрации, влажности, переворачивания яиц и других менее изученных факторов, обеспечивающих нормальное развитие эмбрионов и вылупление птенцов.

Изучение гнезда. Необходимо описать консортивные связи в гнездовании птиц. С этой целью отмечаются условия размещения гнезда, характер почвы, расстояние до водоема, характер растительности и другие особенности гнездовой стации. Тщательно изучается строительный материал гнезда, в частности, видовой состав использованных растений.

У обнаруженных готовых гнезд производятся измерения диаметра лотка в двух взаимно перпендикулярных направлениях, его глубины, толщины стенок и дна гнезда. Профиль лотка снимается наложением гибкого шаблона, например, тонкой алюминиевой проволоки. Для небольших гнезд их профиль зарисовывается путем обведения шаблона прямо на листе дневника. Описание строительного материала следует увязать с общей конструкцией гнезда — его каркаса, наружной обкладки (отметить, имеет ли она маскировочное значение), внутренней части лотка. Необходимо иметь фотографии типичных и «ненормальных» гнезд.

Влажность как фактор инкубации до сих пор остается слабым звеном в изучении гнездовой жизни птиц. Поэтому все гнезда, брошенные птицами и особенно вполне достроенные, следует взять для взвешивания и в дальнейшем путем просушивания в термостате или сушильном шкафу установить количество влаги в них. Желательно также собранные гнезда исследовать на способность впитывания влаги. С этой целью высушенные гнезда в течение нескольких суток выдерживают в условиях, аналогичных тем, из которых они были изъяты до последующего высушивания и взвешивания.

Следует также проследить за гнездами, в которых возобновляются вторые кладки, например полевого воробья. В таких слу-

чаях птицы обычно приносят в гнезда зеленые части растений (их необходимо установить и у идентичных объектов), собранных с площади данного биотопа; исследовать фитонцидные (репелентные) свойства, а в навеске, равной таковой, взятой из гнезда, определить количество влаги.

Порядок откладки яиц. Морфометрия яиц изучается на 20—30 гнездах. Отмечается время откладки (дата, час суток) первого и последующих яиц. Каждое вновь отложенное яйцо взвешивается, измеряются его длина и ширина (штангенциркулем), маркируется трудностираемой краской (эмалевой) на остром конце: мелкие яйца — условными знаками, крупные — цифрами. Маркировка яиц необходима для выявления последовательности вылупления птенцов в зависимости от порядка откладки яиц. В это же время определяется окраска яиц (Ю. В. Костин, наст. сборник). При ежедневном просмотре гнезд регистрируется расположение яиц в лотке: переворачивание и перемещение (устанавливаются по маркерам).

Показатели, полученные в день откладки яиц по всем контролируемым гнездам изучаемой популяции, могут быть представлены по предлагаемому нами образцу (табл. 1).

Наряду с показателями размера яиц большое значение имеет их вес. Материалы взвешивания яиц следует оформить следующим образом (табл. 2).

Важным морфологическим показателем яиц является пористость скорлупы. Для ее изучения можно использовать яйца брошенных кладок, а также скорлупу от яиц, взятых для приготов-

Таблица 1

Характеристика размеров яиц

Количество яиц	Порядковые номера отложенных яиц	Количество промеров (n)	Длина яиц, мм			Ширина яиц, мм			Индекс формы
			предельная	средняя	коэффициент вариации	предельная	средняя	коэффициент вариации	

Таблица 2

Характеристика веса яиц

Номер яйца в кладке	n	$M \pm m$		Lim		C
				min	max	
1	34	16,04	0,18	14,4	18,6	6,47
2						
и т. д.						

Примечание. n — количество гнезд; $M \pm m$ — средний вес; Lim — минимальный и максимальный вес; C — коэффициент вариации.

ления тотальных препаратов эмбрионов, и, наконец, после вылупливания птенцов.

Подсчет пор следует производить на специально подготовленной скорлупе, удалив содержимое яйца. Для этого внутреннюю поверхность скорлупы промывают теплой водой, просушивают фильтровальной бумагой и осторожно удаляют подскорлуповые оболочки. Затем скорлупу наполняют 0,5%-ным раствором метиленовой сини. После окрашивания пор (на это уходит от нескольких минут до одного часа) скорлупу отмывают от раствора (раствор красителя используется многократно). У пигментированных яиц поры подсчитываются с внутренней стороны. В этом случае краситель наносят ватным тампоном на наружную поверхность скорлупы.

Поры подсчитывают на квадратиках площадью 0,25 см^2, которые наносятся на скорлупу резиновым штемпелем (можно изготовить из ученической резинки) по три на экваториальную часть, тупой и острый концы яйца. При подсчете пользуются лупой. После определения среднего количества пор на один квадратик делают расчет на площадь в один квадратный сантиметр.

Можно также выявить число «слепых» пор, т. е. закрытых органическим веществом и не окрашенных обычным способом. Для их выявления скорлупу кипятят около 10 минут в 10%-ном растворе щелочи. После высушивания скорлупу повторно окрашивают. Разница между количеством пор до и после кипячения и составит число закрытых пор.

Изучение насиживания и инкубации визуальным методом. Инкубация яиц начинается еще в период их откладки. Визуально факт постепенного или прерывистого насиживания можно установить по изменению положения маркированных яиц в гнезде, так как воробьиные во время яйцекладки многократно посещают гнезда. Установив круглосуточное дежурство наблюдателей, можно зарегистрировать время и количество отлучек, а также длительность пребывания птицы на гнезде. Следует отмечать продолжительность отлучек и распределение в течение суток, количество перемещений птиц на гнезде и т. п. Такого рода наблюдения в начале, середине и на завершающем этапе насиживания позволяют дать представление об особенностях процесса насиживания и охарактеризовать его с количественной стороны. В частности, можно определить плотность насиживания как процентное отношение времени пребывания птицы на гнезде к 24 часам (1440 мин). При регулярных наблюдениях приблизительно определяем продолжительность насиживания до его завершения.

Точные данные о длительности насиживания можно получить лишь инструментальными измерениями этого процесса (см. ниже), позволяющими фиксировать все формы насиживания, в том числе и прерывистое насиживание во время откладки яиц.

При наличии гнезда с маркированными яйцами и точном знании времени их откладывания (даты, часа) можно просле-

дить длительность эмбрионального развития каждого из них, а также порядок вылупления птенцов. Для этого необходимо производить ежедневный осмотр контролируемых гнезд, занося в рекомендуемую таблицу полученный цифровой материал (табл. 3).

Таблица 3

Сроки эмбрионального развития

Номер		Время (день, месяц)		Длительность (сутки)	
гнезда	яйца по порядку откладывания	откладки яиц	вылупления птенцов	эмбриогенеза	насиживания

Как уже указывалось, переворачивание и расположение яиц в гнезде являются важными факторами инкубации. Изучение процессов ориентации и переворачивания можно провести экспериментально, произвольно размещая маркированные яйца в виде различных фигур, например, тупыми концами вместе, звездообразно и т. п. В этом случае птицу удаляют из гнезда через различные отрезки времени — 5, 10, 15, 30 мин. Возвратившаяся в гнездо птица обычно изменяет «по своему усмотрению» расположение яиц.

Без применения сложной аппаратуры на маркированных яйцах можно изучать потери веса у яиц (усушку), темп эмбриогенеза и вылупления птенцов.

За потерей веса насиживаемых яиц желательно проследить с момента их откладки, ежедневно взвешивая каждое яйцо до дня вылупления. В таблицах или на графиках следует показать динамику изменения веса раздельно для яиц, отложенных в гнезде первыми, вторыми и т. д. В описании учитываются и яйца, зародыши которых погибли (на какой день и при каком весе).

После вылупления необходимо взвесить скорлупу вылупившегося птенца и определить процентное соотношение веса птенца к весу только что отложенного яйца, а также потери веса яйца в ходе инкубации. Указанная методика учета изменения веса яиц кладки особенно необходима для всех случаев четко выраженного плотного насиживания во время яйцекладки.

Для оценки инкубационных процессов, протекающих в период яйцекладки, может быть использована методика А. И. Шуракова, разработанная на кафедре зоологии Пермского désинститута. В изъятой кладке производится вскрытие яиц в том порядке, в каком они были отложены. Для этого на тупом конце яйца делают разрез и содержимое осторожно выливают в чашку Петри с физиологическим раствором (0,9 г хлористого натрия на 100 г воды). В этот момент измеряют величину сосудистого поля желточного мешка и аллантоиса (если последний развит) по длине и ширине зародыша. Потом ножницами подрезают по

краю сосудистое поле желточного мешка, переносят эмбрион в теплый фиксатор и отмывают его от остатков желтка. Затем препарат перекладывают в 10%-ный раствор формалина с красителем (борный кармин) на 6—24 часа. После этого препарат отмывают в большом объеме (не менее литра) сырой воды и приступают к приготовлению постоянного препарата. Для этой цели на водяной бане при температуре 40—50° разогревают глицерин-желатину. Препарат перекладывают в чашку Петри с холодной кипяченой водой. Подводят под него предметное стекло и удерживают на нужном участке стекла. Излишки воды удаляют с предметного стекла краем фильтровальной бумаги, не допуская при этом подсыхания препарата. На подготовленный таким образом объект наносят палочкой каплю разогретой глицерин-желатины и накрывают покровным стеклом с ножками из пластилина. На каждом предметном стекле можно расположить несколько препаратов ранних эмбрионов. На конце предметного стекла тушью с белком следует написать название вида птицы, дату вскрытия яиц и номера́ эмбрионов (препаратов). Эти данные, а также сведения о гнезде заносят в дневник.

При описании эмбриона необходимо сосредоточить внимание на признаках, характеризующих степень его развития. Стадии развития куриного эмбриона можно описать в соответствии с рекомендациями В. Гамбургера и X. Гамильтона (Hamburger and Hamilton, 1951) или М. Н. Рогозиной (1961). Экстраполирование данных о стадиях развития эмбриона курицы на другие виды птиц не будет точным, но вполне допустимо для сравнения между собой эмбрионов изучаемого вида.

Таблица 4

Характеристика эмбрионов птиц

Показатели	Номера эмбрионов							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Возраст эмбриона:								
со времени снесения яйца, ч								
по степени развития, ч								
Стадия развития								
Сегментация туловищной мезодермы (пар сомитов):								
прикрытых амнионом								
не прикрытых амнионом								
Угол между передним и продолговатым мозгом								
Длина зародыша, мм								
Размеры сосудистого поля, мм:								
длина								
ширина								
„ желточного мешка, мм:								
длина								
ширина								

Для сравнения стадий развития необходимо подсчитать количество пар сомитов, расположение зародыша и его головного мозга, общую длину, величину мозговых пузырей, диаметр глаза, аллантоиса и другие признаки. Сводные данные можно оформить по следующему образцу (табл. 4).

Эмбрионы более старшего возраста, например из яиц брошенных кладок, в том числе с неизвестным временем снесения яиц, можно также использовать для анализа характера инкубации. В этом случае изучают соотношение веса самого эмбриона и внезародышевых органов — амниона, аллантоиса, желточного мешка с содержимым и без него.

Для изучения темпа эмбрионального развития как теста, характеризующего процесс инкубации, достаточно изымать не более трех—пяти кладок.

Изучение процесса вылупления птенцов было предметом многих исследований (А. Н. Промптов, 1956; А. С. Мальчевский, 1959 и др.). Темп и порядок вылупления птенцов желательно проследить на маркированных яйцах со строго фиксированным временем их снесения, проводя исследования в двух вариантах: непосредственное наблюдение за гнездом в естественном состоянии и при инкубации в термостате, помещая в него изъятую кладку за 1—2-е суток до вылупления птенцов, а в некоторых случаях используя грелку. В обоих вариантах необходимо ежедневно осматривать яйца, отмечая при этом появление трещины (наклева) на поверхности скорлупы. При обнаружении наклева на одном или нескольких яйцах в дневнике отмечаются номер (шифр) яйца, дата и час. В этот и последующие дни кладки осматривают несколько раз в сутки (например, в 8, 12, 16, 20 часов). Определяют время от начала наклева до серии проклевов скорлупы по экватору (первая фаза вылупления) и время, за которое сбрасывается скорлупа (вторая фаза) для первого птенца, второго и т. д. Полученные материалы можно свести в табл. 5. Следует обратить внимание на длительность вылупления птенцов из первых, вторых и т. д. яиц согласно порядку их откладки.

Необходимо отметить общую длительность вылупления от наклева в первом обнаруженном яйце до вылупления последнего птенца и, наконец, дружность вылупления, определяемую време-

Таблица 5

Характеристика процесса вылупления

Номера		Время (дата, сутки, часы)			
гнезд	яиц по порядку откладывания	начала наклева	завершения вылупления	от вылупления первого до последнего птенца	от наклева до вылупления последнего птенца

нем с момента освобождения от скорлупы первого птенца до последнего.

Одновременно с оформлением материала по темпу вылупления птенцов следует учесть данные успеха размножения изучаемых видов (на 20—30 гнездах), составив для этой цели таблицу по следующему образцу (табл. 6).

Таблица 6

Характеристика успешности эмбрионального развития

Вид	Количество гнезд	Количество яиц				Количество птенцов			
								вылетело	
		отложено	болтуны	замерзшие	эмбрионы	вывелось	погибло	к числу яиц, %	среднее на гнездо

Изучение насиживания и инкубации инструментальным методом. Использование приборов является не только эффективным средством, но часто единственно возможным путем, позволяющим получить количественные характеристики параметров насиживания и инкубации. Здесь мы приводим описание лишь некоторых приборов и датчиков.

Принцип получения записи на самописце (рис. 1) заключается в следующем. В поле сильного магнита *1* помещаются два блока, скомплектованных из шести рамочных зеркальных гальванометров *2*. На металлические зеркала гальванометров направ-

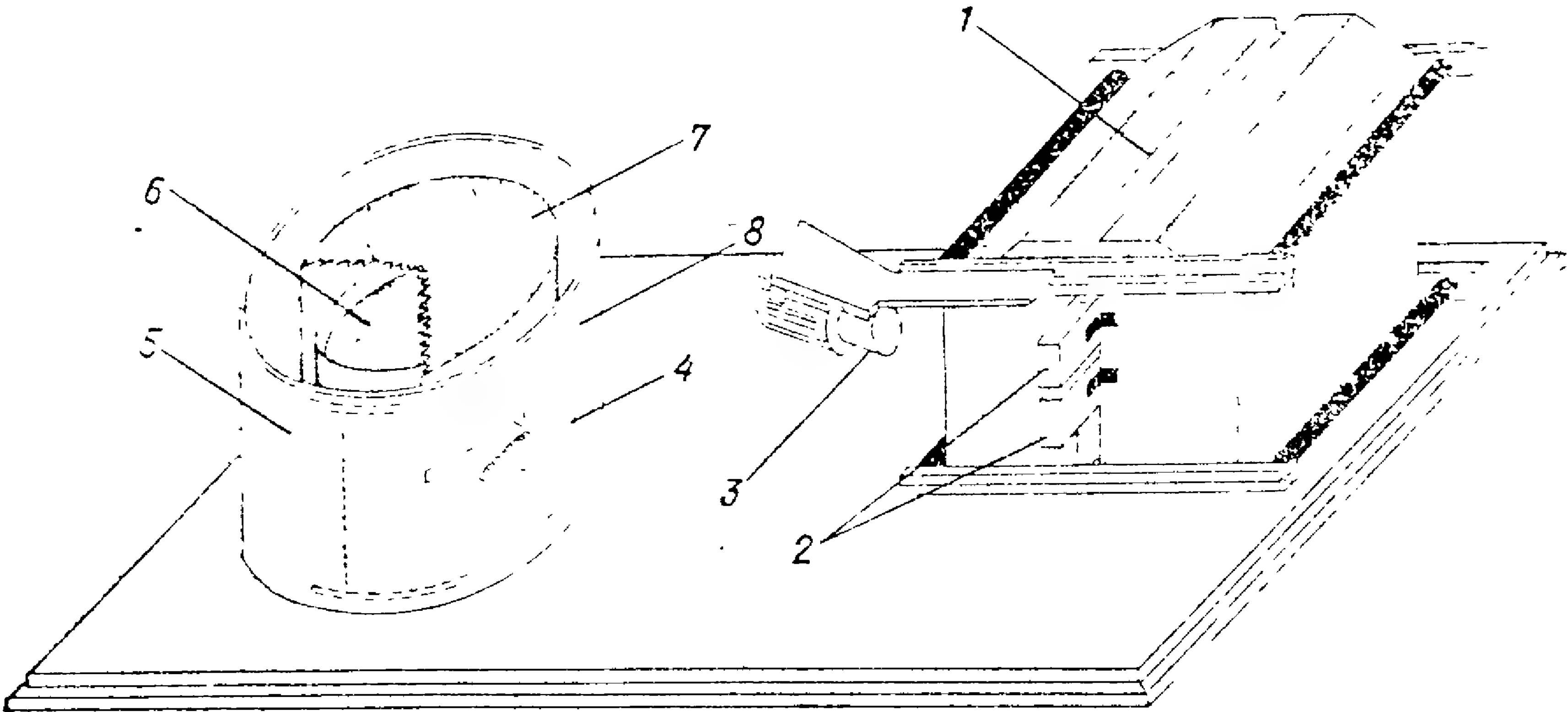


Рис. 1. Электрофотосамописец:

1 — магнит; *2* — зеркальные гальванометры; *3* — осветитель; *4* — щель фотокассеты; *5* — фотокассета; *6* — барабан часового механизма; *7* — увеличитель рабочего цилиндра; *8* — шторки фотокассеты

ляется световой луч осветителя гальванометров *3*, состоящего из патрона, лампочки 1 (0,06А) и цилиндрической собирательной линзы. Лучи, отраженные зеркалами гальванометров, падают на вертикальную щель *4* фотокассеты *5*, в которой расположен барабан (от суточного барографа или термографа) с часовым механизмом *6*. Для увеличения поверхности несущего барабана на него надевается легкий и прочный цилиндр *7*, а на последнем закрепляется носитель информации — плоская фотолента (ФТ-11 или ФТ-31). Длину оптического рычага, падающего на фотоленту, регулируют перемещением патрона, цилиндрической оптической линзы и шторок *8* фотокассеты. При взаимодействии магнитных потоков измеряемого тока (датчики) и постоянного магнита происходит отклонение (переворачивание) рамки гальванометра с зеркалом, укрепленным на оси, на угол, пропорциональный величине измеряемого тока.

Принципиальная схема самописца представлена на рис. 2. Расчет схемы производится по формулам (Чудновский, 1963):

$$R_1 = \frac{R_2 (p_3 - p_2)(p_1 - p_2)}{aR_2 b}\ ;\ R_2 = (5:10)\ \frac{b}{a},$$

$$R_3 = \frac{R_2 R_д}{R_1},$$

$$R_д = \frac{R_2 (p_1 - p_2)(p_1 + p_2)\left[p_2 + \frac{R_г}{R_2}(p_2 + R_2)\right]}{p_2 + R_2},$$

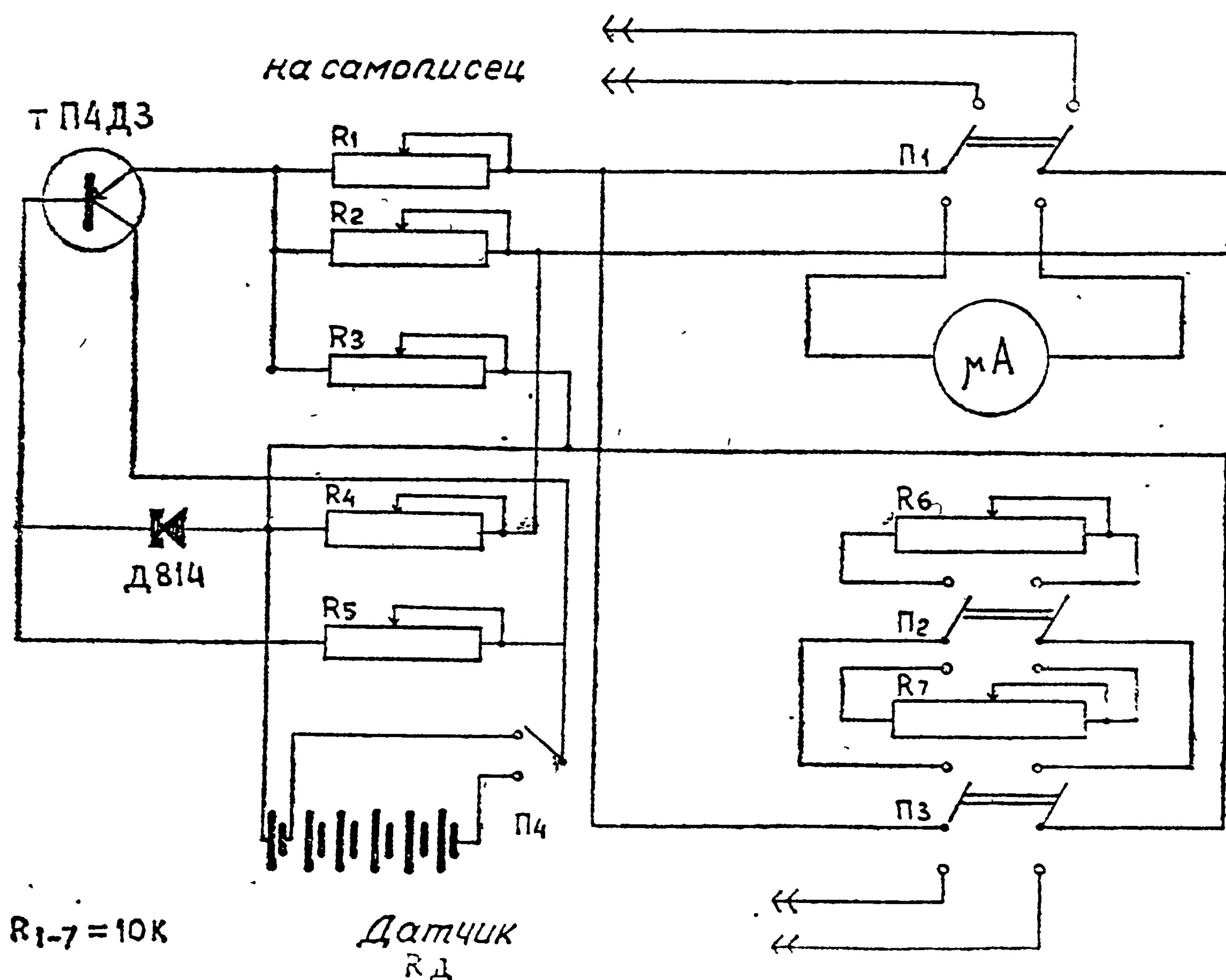


Рис. 2. Принципиальная схема самописца

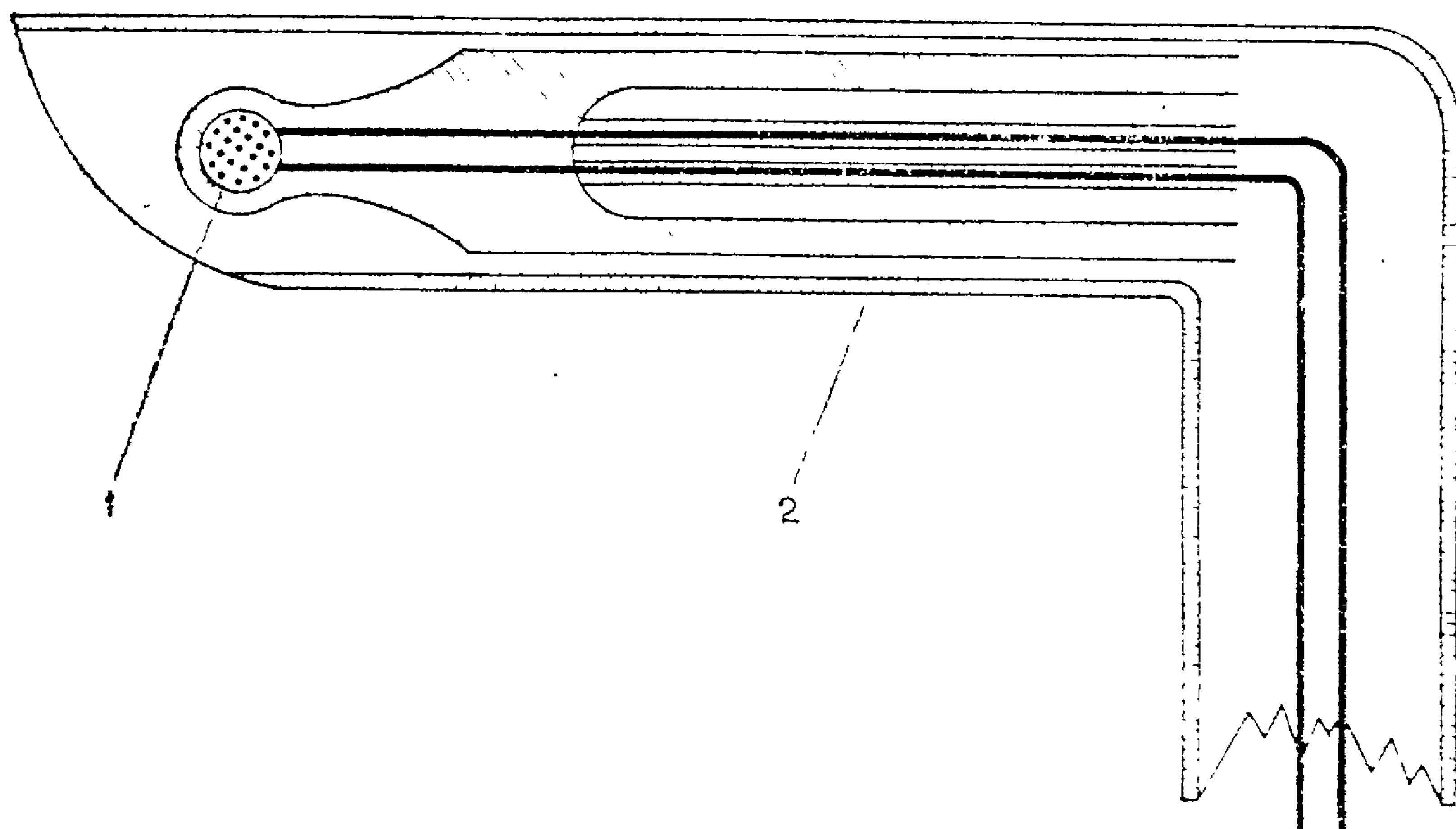
где $a=R_1+R_2-R_3$; $b=R_1(R_3-R_2)-R_2(R_1-R_3)$; R_1, R_2, R_3 — сопротивление датчика при низшей (t_1), средней (t_2) и высшей (t_3) границах применяемого температурного интервала, $R_г$ — внутреннее сопротивление микроамперметров М24 или М265М.

В схеме моста постоянного тока и стабилизатора напряжения применяются переменные проволочные потенциометры ППЗ-11, что позволяет без дополнительного монтажа прямо в полевых условиях настраивать схему на заданный режим работы с различными датчиками (температуры, регистрации активности насиживания и др.).

С помощью контрольных сопротивлений $Р_6$, $Р_7$ производится тарировка прибора.

Наличие стабилизатора напряжения позволяет обходиться без ручной подстройки при разрядке источника питания. Температурная стабилизация всей электросхемы обеспечивалась применением проволочных сопротивлений и тщательным подбором термокомпенсирующих характеристик триодов П4ДЭ и стабилитронов Д814. Для выключателей типа $П_1$—$П_4$ применяются перекидные и галетные переключатели типа 5П4Н. Датчики соединяют через штепсельные разъемы ШР. Применение для питания электросхемы батарей 1,3-НВМЦ-150 или 165у обеспечивает непрерывную работу схемы в течение всего экспедиционного периода (1,5—2 месяца). Источником питания для лампочки осветителя гальванометра служат сухие гальванические батареи 165л или щелочные аккумуляторы ЖН-22. В качестве кабеля использовался провод ПТВП и других марок. Длина соединительных линий выбирается в зависимости от условий работы (20—400 м).

Визуальный контроль за правильностью работы прибора осуществляется с помощью микроамперметров М24 или М265М.



[illegible]
1 — рабочая часть датчика, 2 — металлическая трубочка

При включении электрофотосамописца в работу в определенные часы суток, а также при смене фотоленты производят тарировку двумя способами. При первом способе на фотоленте отпечатываются точки. При втором — по шкале фотокассеты (рис. 1) измеряют расстояние между этими точками с точностью до 1 мм. Верхняя точка отмечает высший контрольный уровень (45°). Нижняя точка соответствует низшему пределу температуры (5°).

Датчик температуры. В качестве датчика температуры используются полупроводниковые микросопротивления А. Г. Карманова (рис. 3, 1). Для придания механической прочности чувствительную часть термистора заключают в металлическую трубочку 2 — иглу шприца или трубочку от шариковой ручки диаметром 1—1,5 мм и длиной 15—20 мм (небольшой футляр уменьшает теплоотдачу).

Для получения полной информации о температурном режиме насиживания в гнезде следует размещать несколько датчиков температуры. При наличии у исследователя одного датчика его постоянно размещают в центре кладки на верхнем уровне яиц, чтобы изучить температуру основной зоны гнезда. Для изучения вертикального и горизонтального градиентов температуры датчик помещают на дно лотка (под яйца) или на периферию гнезда. В гнезде датчики закрепляются специальными рогатками.

Датчик регистрации переворачивания яиц. Установка (рис. 4) включает «яйцо—датчик», индукционные катушки и самописец. Датчик состоит из скорлупы яйца *1*, вмонтированного в нее сильного керамического или ферритового магнита *2*. Один из способов приготовления датчика сводится к следующему. В яйце изучаемой птицы выпиливается «окно», через которое удаляется содержимое яйца, а скорлупа наполовину заполняется расплавленным парафином. На затвердевший парафин через «окно» по длине оси яйца укладывается магнит. После этого вводят новую порцию расплавленного парафина (он неподвижно фиксирует магнит). Вес скорлупы с наполнителем должен быть равен весу натурального яйца изучаемого объекта.

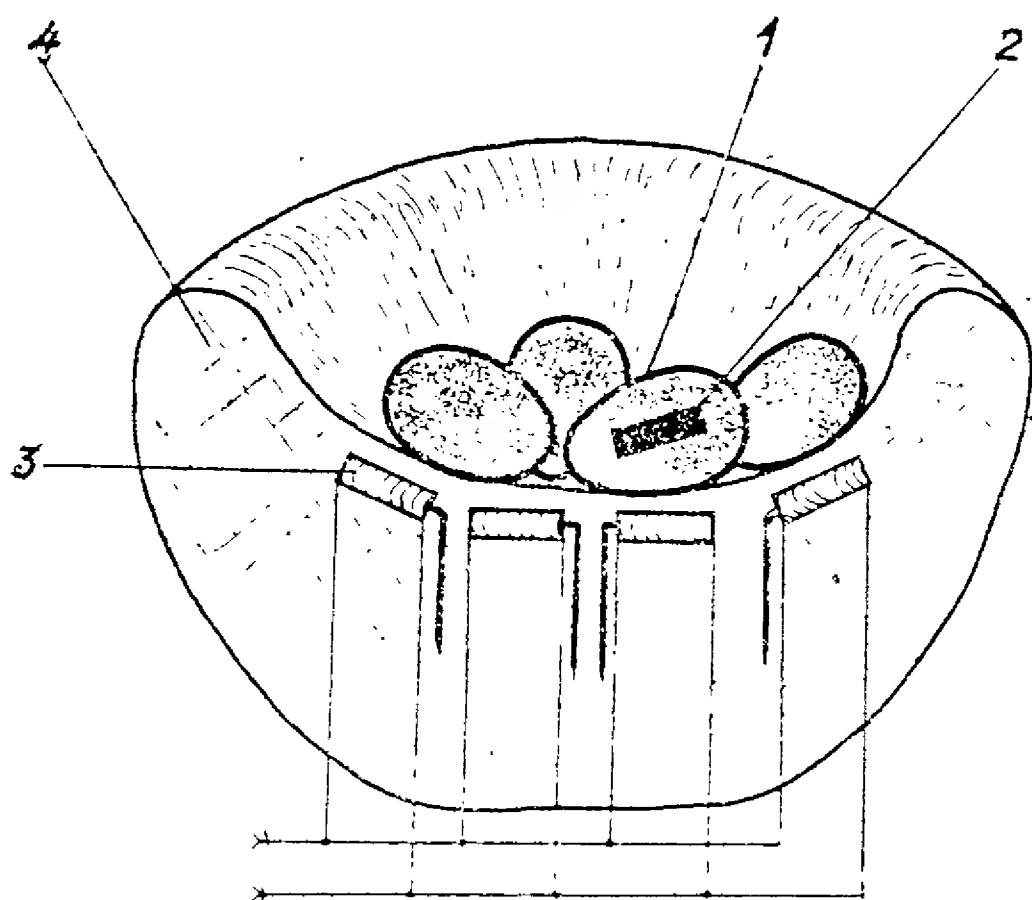


Рис. 4. Установка регистрации переворачивания яиц.

...ушка; 4 — стенка гнезда

Индукционная катушка *3* состоит из сер-

-ника мягкого железа и обмотки в 1,0—1,2 тысяч витков обмоточного (изолированного) медного провода (диаметром 0,05—0,06 мм). Можно также использовать готовые индукционные катушки, например, от реле тока.

В стенке гнезда *4*, под лотком, устанавливаются две—четыре индукционные катушки. Провода от каждой соединяются между собой параллельно, а общий провод подключается к одному из каналов регистрирующего устройства — самописца (его описание дано выше), в случае визуального наблюдения — к микроамперметру (М273/9 и др.).

Датчик влажности. Датчик измерения относительной влажности воздуха в гнезде (рис. 5) создается на базе пленочного датчика, используемого метеослужбой в радиозондах А-22.

Рабочая часть представляет собой пленку *1* животного происхождения. Один конец пленки жестко крепится к рамке *2*, другой посредством штока *3* соединяется с контактирующим ползунком *4*. Шток проходит через медную трубку *5* длиной 150 мм и диаметром 3 мм.

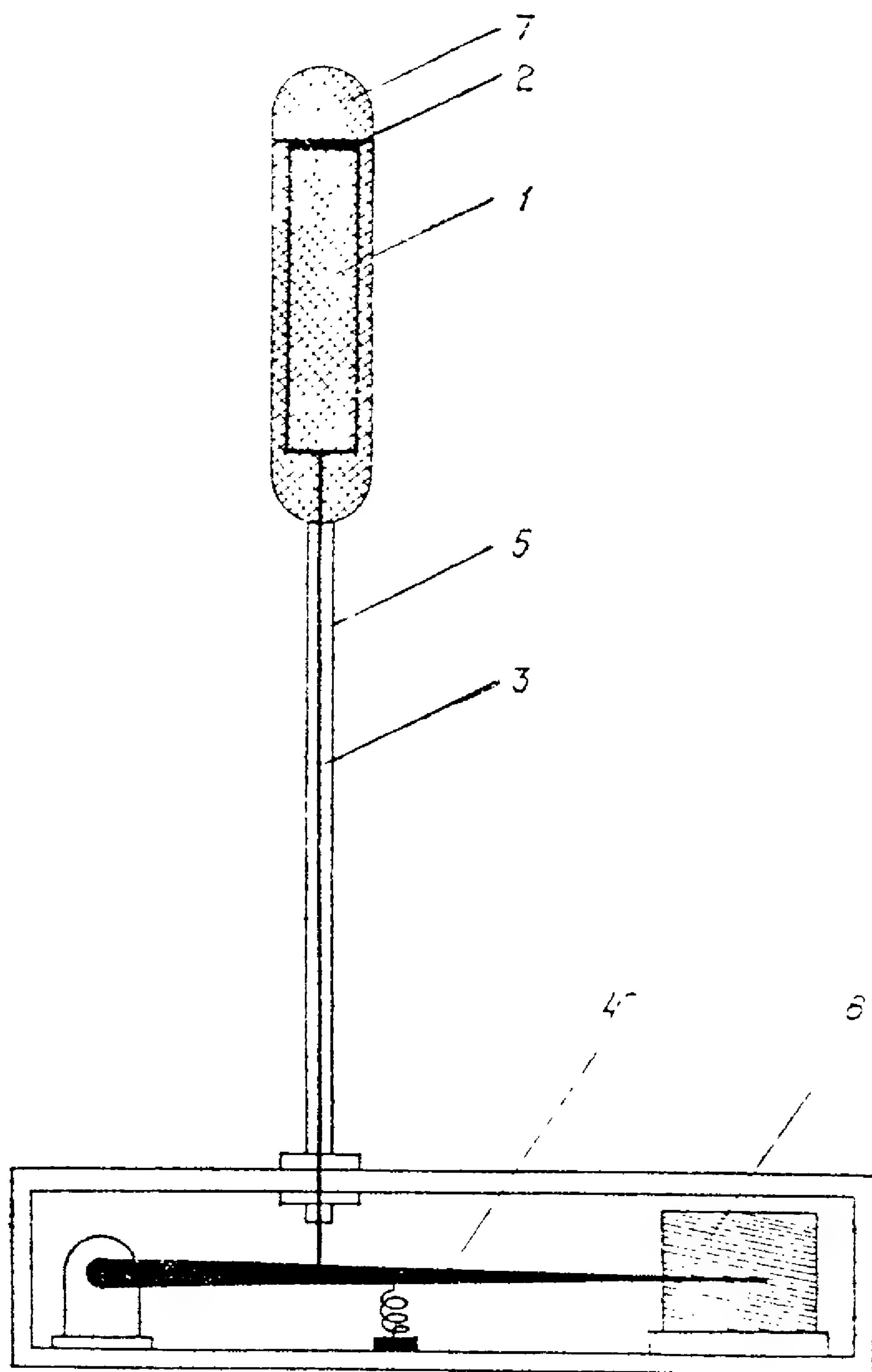


Рис. 5. Датчик относительной влажности воздуха:

1 — пленка; *2* — рамка; *3* — шток; *4* — контактирующий ползунок; *5* — медная трубка; *6* — резисторная катушка; *7* — медная мелкоячеистая сетка

Изменение относительной влажности воздуха вызывает изменение размеров пленки; последняя в связи с этим перемещает контактирующий ползунок относительно рабочей поверхности резисторной катушки *6*, включенной в схему неравновесного моста.

Датчики перед работой необходимо подвергнуть тарировке, которую проводят в термостате. Для контроля используется аспирационный психрометр Ассмана. По показаниям [illegible] -ставляется график. По оси абсцисс откладывают значения отно-

сительной влажности, по оси ординат — показания шкалы миллиамперметра (М24 и др.). В парах кипящей воды (100% относительной влажности) и при прокаливании сухого воздуха (0%) отмечают крайние отклонения стрелки миллиамперметра. Средние точки определяют нагреванием влажного воздуха при температурах 10—20 °С и т. д. Линия, проведенная через нанесенные точки, и будет градуировочным графиком, используемым в практической работе.

Малые размеры описываемого датчика позволяют использовать его в гнездах небольшой величины, размещая среди яиц. Относительную влажность воздуха нижней части особенно больших гнезд можно регистрировать датчиком и без дополнительной переделки. Однако в обоих случаях рабочую часть датчика влажности следует заключать в защитный футляр из медной мелкоячеистой сетки *7*.

Датчик регистрации активности насиживания. Рекомендуемый датчик (рис. 6) успешно применяется для регистрации активности насиживания, сменяемости партнеров, определения времени откладки яиц в гнездах птиц средних и крупных размеров, расположенных на почве. Принцип его устройства и работы заключается в следующем.

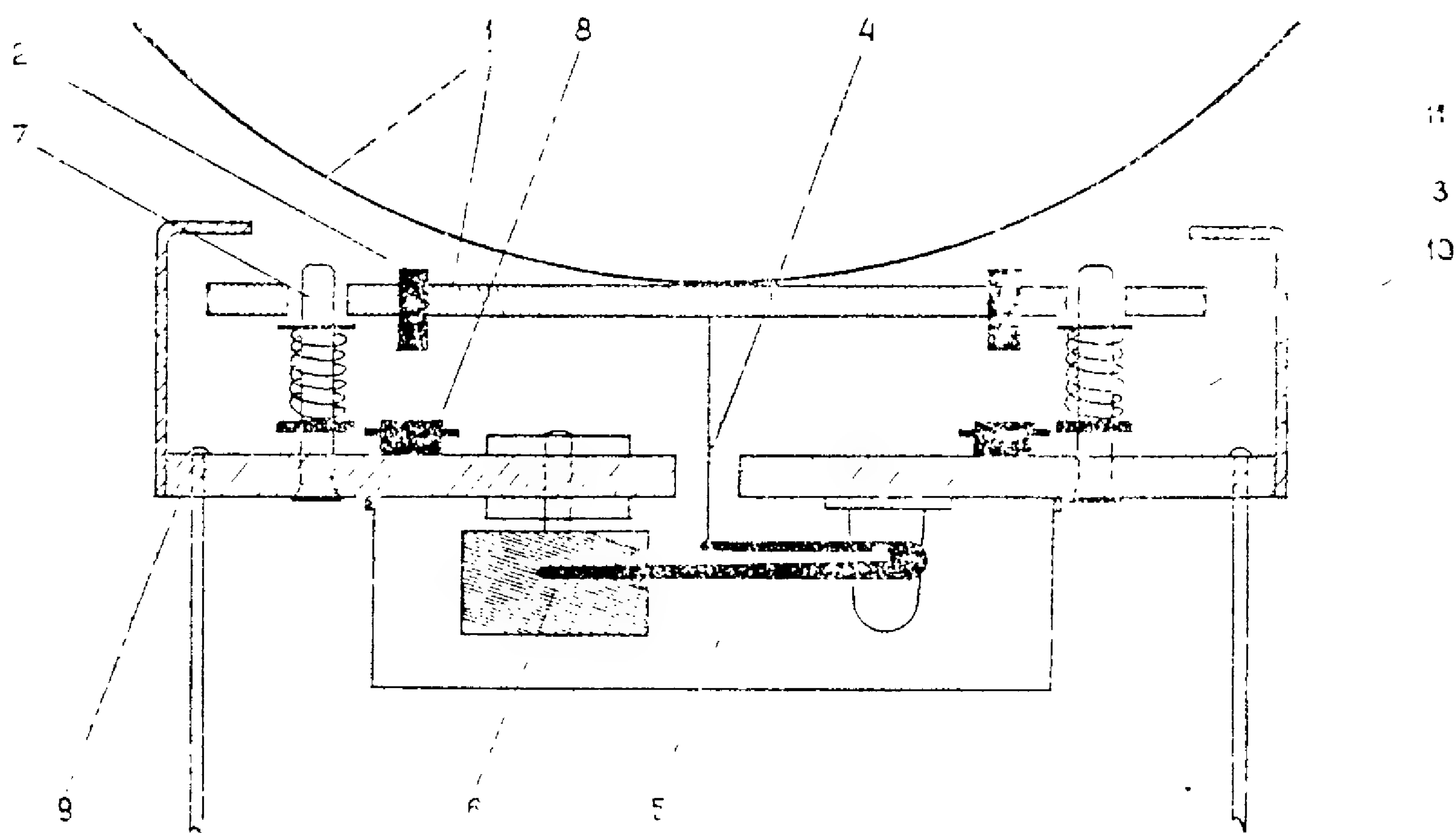


Рис. 6. Датчик регистрации активности насиживания:

1 — ложе гнезда; *2* — направляющие; *3* — рабочие пружины; *4* — шток; *5* — контактирующий ползунок; *6* — резисторная катушка, *7* — магнит; *8* — герконы; *9* — основание датчика; *10* — гайка; *11* — верхний упор

Ложе гнезда *1* по направляющим *2* опирается на рабочие пружины *3*. Изменение веса гнезда при слете или появлении в нем птицы, откладывании яйца или смене партнеров (если они разного веса) вызывает вертикальное перемещение ложа и через шток *4* передается на контактирующий ползунок *5*, смещает его относительно резисторной катушки *6*. В контактную цепь датчика введены магниты *7*, укрепленные на ложе гнезда, и герконы

КЭМ-2Б *8*, расположенные на основании датчика *9*. Изменение расстояния между ними замыкает цепь. Сигнал в этом случае подается на самописец или счетчик.

При установке датчика на регистрацию акта смены партнеров сила упругости рабочей пружины регулируется с помощью

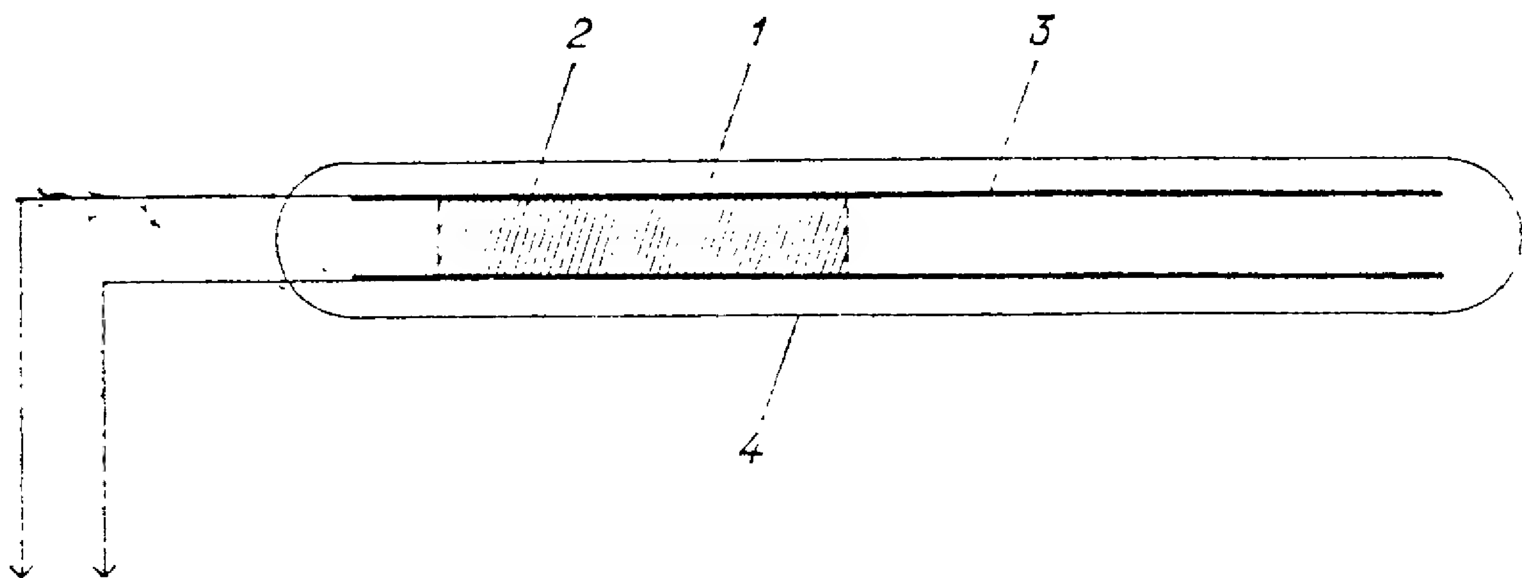


Рис. 7. Датчик актографа активности насиживания.
1 — датчик; *2* — пластмасса, *3* — металл; *4* — чехол

гаек *10* так, чтобы ложе вместе с гнездом было поднято до верхнего упора *11*. При этом контрольный груз, равный весу птицы, помещенный в гнездо, должен опустить ложе не ниже 5—10 мм от верхнего упора.

При регистрации времени откладки очередного яйца следует использовать более слабые рабочие пружины (во всех случаях сила упругости рабочих пружин подбирается опытным путем в зависимости от веса изучаемого вида птицы).

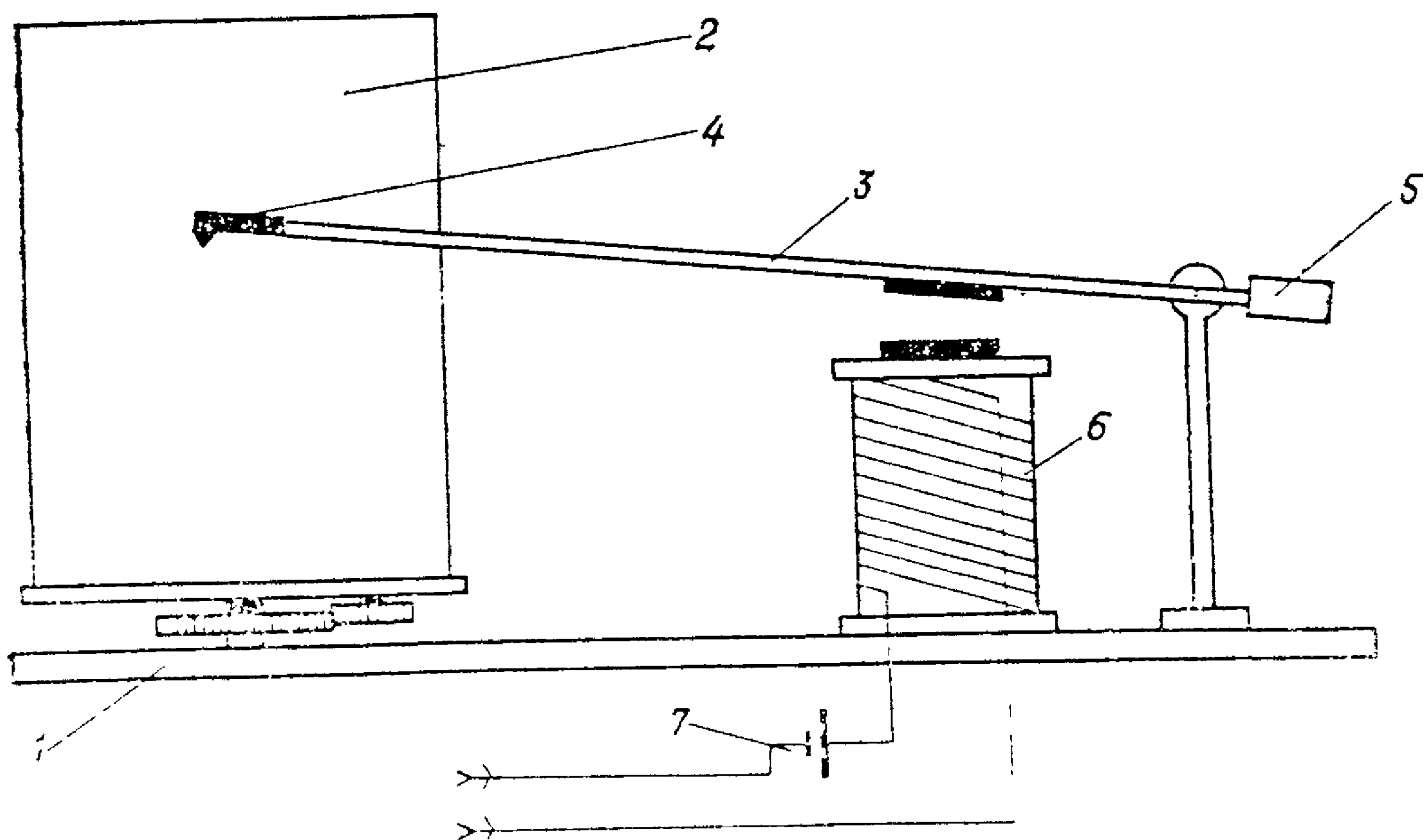


Рис. 8. Актограф активности насиживания:
1 — основание; *2* — барабан часового механизма; *3* — рычаг, *4* — перо; *5* — противовес, *6* — электромагнит; *7* — электропитание

Актограф активности насиживания в гнездах мелких воробьиных птиц. Рекомендуемый актограф был сконструирован и испытан нашим сотрудником А. А. Фуфаевым. Актограф включает датчик (рис. 7) и записывающее устройство (рис. 8). Датчик состоит из двух упругих тонких металлических пластин (можно использовать контакты от реле). На одном конце они жестко крепятся между собой на прокладке из пластмассы. Расстояние между контактирующими поверхностями пластин должно быть 2—3 мм. Пластины датчика защищаются от засорения чехлом из ткани маскировочного цвета под фон строительного материала лотка.

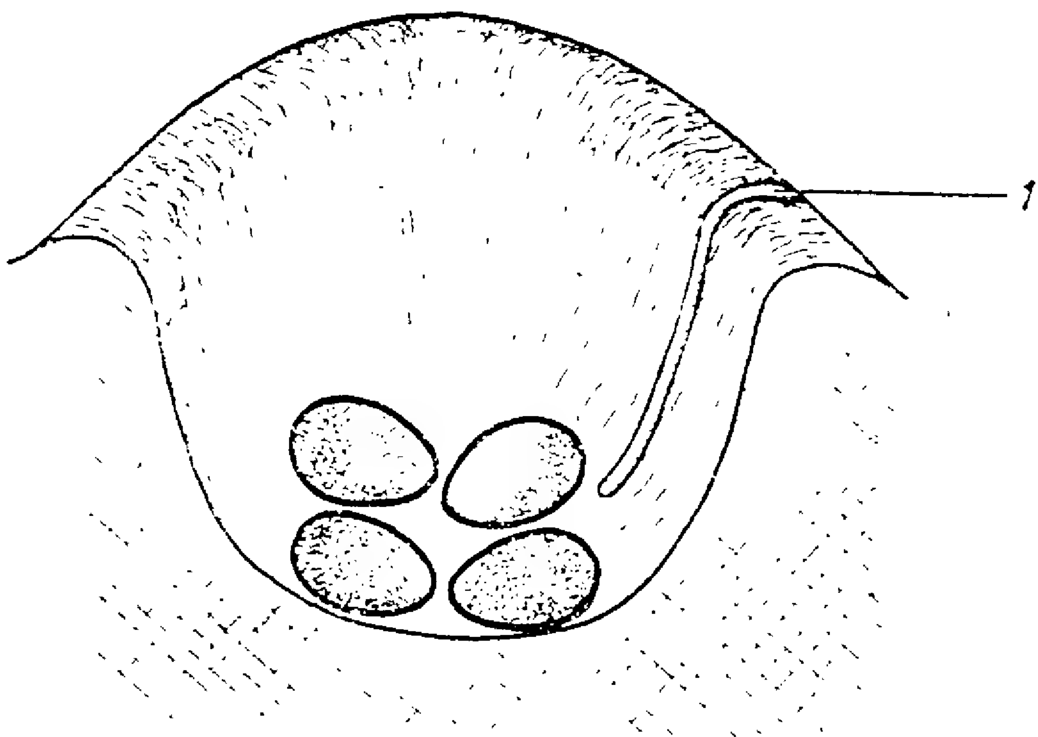


Рис. 9. Установка датчика (*1*) регистрации активности птицы в гнезде

Установка датчика перемещений птицы в гнезде показана на рис. 9. Для регистрации времени пребывания птицы в гнезде и ее отлучек датчик размещают под яйцами на дне лотка.

Записывающее устройство (рис. 8) состоит из основания *1*, барабана *2* с часовым механизмом (суточного термографа или барографа), рычага *3*, на одном конце которого укрепляется перо *4*, а на другом — противовес *5* или пружина, электромагнита *6*, электропитания *7* и проводов.

В качестве источника питания можно использовать батарейку (своевременно заменяя ее) от карманного фонарика. Для заправки пера используются чернила, применяемые в метеоприборах. Заряжая барабан, лучше использовать бумагу, предназначенную для термографов или иных приборов, с сеткой, помогающей расшифровывать количественные характеристики насиживания или двигательных актов птицы в те или иные отрезки суток.

ЛИТЕРАТУРА

Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л., Изд-во ЛГУ, 1959, 282 с.

Промптов А. Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М., Изд-во АН СССР, 1956, 312 с.

Рогозина М. Н. Развитие зародышей домашней птицы. М., Изд-во АН СССР, 1961, 167 с.

Hamburger V., Hamilton H. L. A series of normal stages in the development of the chick embryo. "Journ. Morphol.", 1951, 88, 1, 49—92.

УДК 591.478.7

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЛИНЬКИ У ПТИЦ

Г. А. НОСКОВ, Т. А. РЫМКЕВИЧ

Ленинградский гос. университет им. А. А. Жданова

Линька птиц относится к числу явлений годового цикла, которые протекают ежегодно или через кратные годовой периодике сроки у всех особей вида во всех ландшафтно-климатических зонах. Однако продолжительность и другие особенности репродуктивного и миграционного периодов, а также географическое положение мест размножения и зимовки оказывают на нее заметное влияние, и линька птиц одного и того же вида может сильно сокращаться или растягиваться во времени, переноситься на зимний период или совмещаться с миграцией, сильно варьировать в объеме и даже полностью отсутствовать.

На эту изменчивость объема и сроков линьки внутри одного вида указывали многие авторы, но, по-видимому, впервые обратил внимание на разные сроки линьки различных географических рас одного вида А. Миллер (Miller, 1928), а на изменчивость объема — Ф. Пителка (Pitelka, 1945). Э. Штреземанн в своих работах также неоднократно обращал внимание на эволюционное значение адаптивных изменений в линьке разных подвидов одного вида или близких видов птиц (E. Stresemann, 1966 a, b; E. und V. Stresemann, 1969, 1971, 1972).

Орнитологи нашей страны имеют огромные потенциальные возможности для исследования внутривидовой изменчивости линьки у птиц, обитающих в Палеарктике. Такие исследования позволили бы не только полнее представить фактическую сторону данного, чрезвычайно слабо изученного явления, но и помогли бы понять способы адаптаций вида к особенностям среды обитания в разных частях ареала. Эта задача посильна лишь достаточно большому коллективу исследователей, работающих по единой методике. Поэтому для получения сопоставимых данных требуется унификация не только способов сбора материала, но и его обработки и представления.

В настоящее время используется несколько методик описания линьки птиц. У зарубежных специалистов наибольшее распространение получила методика А. Миллера (Miller, 1961), дополненная впоследствии рядом исследователей (Ashmole, 1962; Snow, 1967; Evans, 1966; Newton, 1966; Haukioja, 1971). По этой методике состояние оперения линяющей птицы выражается по-

средством цифрового кода, в котором учитывается степень обновления маховых и рулевых перьев. Любое, полностью сформировавшееся новое маховое перо оценивается по этой системе баллом 5, а старое, еще не выпавшее — 0. Промежуточные стадии его развития (трубочка, только что раскрывшаяся кисточка, отросшее примерно наполовину и почти полностью сформировавшееся перо) оцениваются баллами 1, 2, 3, 4. Таким образом, обновление одного махового пера на крыле кодируется цифрой 5, двух — 10, а всех девяти или десяти первостепенных маховых — в 45 или 50 баллов. Аналогичным образом учитывается состояние линьки рулевых перьев.

Линька контурного оперения на основных птерилиях тела первоначально оценивается по той же балльной системе, а затем привязывается к определенной стадии линьки маховых и рулевых перьев. Эта корреляция в линьке маховых и контурных перьев, выявленная путем обследования какого-то количества особей, априорно считается обязательной во всех случаях и в дальнейшем при оценке состояния оперения учитывается лишь стадия развития маховых и рулевых перьев.

Данная методика не может быть использована для выявления тех внутривидовых изменений в линьке контурных перьев, которые связаны со смещением во времени замены одних участков оперения по отношению к другим. Один и тот же балл (например, 30) может быть получен при одновременной линьке всех 10 маховых перьев, находящихся на 3-й стадии (3×10=30), и при полном отрастании 6 маховых (5×6=30); то есть методика не учитывает интенсивности формирования нового пера. Наконец, процесс линьки особей, заменяющих контурное оперение без линьки маховых, также не может быть описан посредством данного способа. Это практически исключает возможность изучения постювенальной линьки большинства видов.

Преимуществом данной методики перед другими способами является относительная легкость обработки собранного материала с помощью электронно-вычислительной техники (E. Haukioja, 1971).

Другой способ описания линьки также основан на корреляции в замене контурного оперения и маховых перьев (L. Mewaldt, 1958). Так как при полной линьке продолжительность замены первостепенных маховых оказывается примерно равной времени линьки всего оперения, становится возможным выделение стадий по маховым перьям. При этом за одну стадию принимается та часть процесса, которая протекает от момента выпадения одного махового пера до момента выпадения следующего. Таким образом, весь процесс удается условно разбить на число стадий, соответствующее первостепенным маховым, то есть на 10—12 стадий.

При использовании данной методики для описания линьки контурного оперения без смены маховых весь процесс разбивается на несколько стадий, различающихся между собой участием

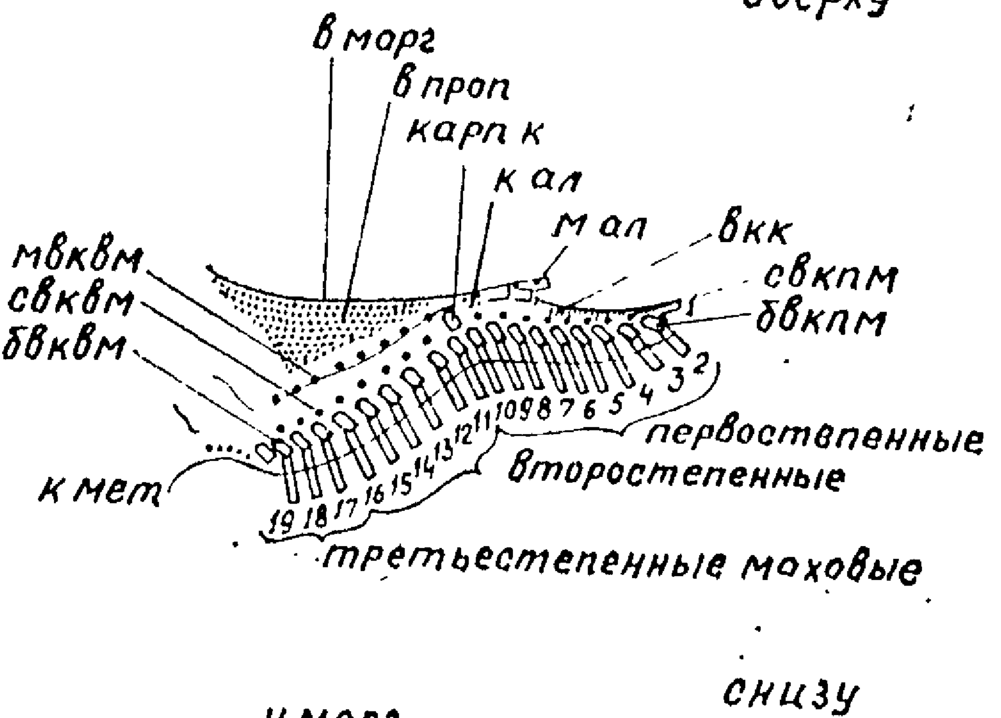


Рис. 1. Схема расположения участка оперения на воробьиной птице:
1 — перья на птерилиях; *2* — пух и пуховидное перо на аптериях. (Полное название участков оперения см. в тексте)

в линьке различных птерилий (M. Foster, 1967; А. Р. Гагинская, 1973). Выделение таких стадий в сочетании с графическим изображением процесса позволяет проследить ту изменчивость в последовательности замены пера, которая наблюдается у отдельных особей и популяций одного вида птиц (рис. 1, 2). Однако для этого необходим соответствующий способ записи собираемой в природе информации о линьке контурного оперения, который давал бы возможность одновременно учитывать количество и стадию роста формирующихся перьев на всем теле птицы.

Для решения поставленной задачи потребовалась разработка системы условных обозначений, характеризующих состояние оперения с количественной и качественной стороны, и выделение на птерилиях таких участков, на которых замена всех перьев проходит почти одновременно (Г. А. Носков, А. Р. Гагинская, 1969, 1972; А. Р. Гагинская, Т. А. Рымкевич, 1973).

При обследовании птицы предлагаемым методом на каждом участке оперения учитывается число линяющих перьев по отношению к их общему количеству, а также стадия роста заменяющегося оперения. Наиболее удобной при этом оказалась система записи, в которой с помощью условных обозначений приводятся одновременно оба эти параметра. В принятой нами системе количество линяющих перьев обозначается значками: — — линяющих перьев нет, ~ — заменяется меньше половины перьев на данном участке, + — линяет около половины перьев, X — заменяются все или почти все перья на данной птерилии.

Одновременно с количеством линяющих перьев следует указывать стадию их формирования. Так же, как и в других методиках, для этой цели используются цифровые обозначения: *0* — выпавшее, но еще не начавшее расти перо; *1* — появившаяся над кожей, но не раскрывшаяся трубочка; *2* — перо, у которого раскрывшаяся часть опахала меньше заключенной в чехол его части; *3* — перо, у которого бóльшая часть опахала уже сформировалась. Новое, полностью отросшее перо обозначается буквой *Н*, а старое — *СТ*.

Таким образом, сочетание значков, отражающих количество линяющих перьев, с цифрой, характеризующей состояние растущего оперения, дает возможность полностью представить себе ход линьки на данной птерилии. Например, запись «ушной отдел X3» означает, что на ушном отделе головной птерилии почти все перья отросли полностью.

Образцы записей состояния линьки у птиц уже приводились в более ранних публикациях (Г. А. Носков, А. Р. Гагинская, 1972; А. Р. Гагинская, 1973; А. Р. Гагинская, Т. А. Рымкевич, 1973), поэтому в данной работе нам не представляется необходимым останавливаться на этом вопросе специально.

При выделении участков оперения, линяющих одновременно, многие птерилии приходится расчленять на ряд отделов. Так, в головной птерилии полезно выделять коронарный, лобный,

глазной, ушной, затылочный, межчелюстной и челюстной отделы и уздечку. На брюшной птерилии — шейный, грудной, подмышечный, вентральный и поствентральный отделы. На спинной — шейный, межлопаточный, дорсальный и крестцовый отделы. На хвостовой — рулевые, верхние (*вкх*) и нижние кроющие хвоста (*нкх*). Плечевая, бедренная, анальная и голенная птерилии могут рассматриваться целиком. Особой детализации заслуживает оперение крыловой птерилии, так как изменчивость в линьке перьев крыла наблюдается особенно часто. На крыловой птери-

птерилии и их отделы		дорастание перьев и пуха	стадии линьки							
			1	2	3	4	5	6	7	8
головная	лобный									
	коронарн.									
	затылочн									
	ушной									
	заушной									
	глазной									
	межчелюст									
	челюстной									
	уздечка									
брюшная	шейный									
	грудной									
	подмышечн									
	вентральн									
	поствентр									
спинная	шейный									
	межлопат									
	дорзальный									
	крестцовый									
плечевая										
бедренная										
голенная										
анальная										
хвостовая	нкх									
	вкх									
	рулевые 1									
	2									
	3									
	4									
	5									
	6									
крыловая	бвкпм									
	свкпм									
	бвквм									
	свквм									
	мвквм									
	карп к									
	к мет									
	в марг									
	в проп									
	м' ал									
	к ал									
	вкк									
	нкк									
	н марг									
	бнкпм									
	снкпм									
	бнквм									
	снквм									
	нктм									
	н проп									
	н плеч									
аптерии	брюшная									
	боковая									
	спинная									
продолжительность дни		8–15	3–5	4–5	6–9	6–10	5–9	6–8	7–10	5–9

Рис. 2. Принципиальная схема изображения линьки птиц без замены маховых перьев: сплошной линией обозначена замена оперения у всех особей, пунктиром — у части. (Полные названия отделов птерилий см. в тексте.)

лии и нижнекрыловой аптерии можно выделить: первостепенные, второстепенные и третьестепенные маховые; большие (*бвквм*), средние (*свквм*) и малые (*мвквм*) верхние кроющие второстепенных маховых; большие (*бвкпм*) и средние (*свкпм*) верхние кроющие первостепенных маховых; карпальное кроющее (*карп к*); верхние кроющие метапотагиальной складки (*к мет*); верхние маргинальные кроющие (*в марг*); верхние кроющие пропотагиальной складки (*в проп*); маховые (*м ал*) и кроющие (*к ал*) крылышка; верхние кроющие кисти (*вкк*); нижние кроющие кисти (*нкк*); нижние маргинальные кроющие (*н марг*); большие (*бнкпм*) и средние (*снкпм*) нижние кроющие первостепенных маховых; большие (*бнквм*) и средние (*снквм*) нижние кроющие второстепенных маховых; нижние кроющие третьестепенных маховых (*нктм*); нижние кроющие пропотагиальной складки (*н проп*) и нижние кроющие плеча (*н плеч*).

Пух на аптериях тела может формироваться также в разное время, поэтому сроки его развития на боковой, спинной и брюшной аптериях заслуживают специального внимания.

Внутривидовая изменчивость линьки птицы может носить разный характер и в значительной степени зависит от миграционной активности вида (Г. А. Носков, 1975). У видов с перелетным типом передвижений линька птиц одной географической популяции, как правило, отличается от линьки другой своими сроками, темпами и объемом. Такие различия обычно носят наследственный характер и поддерживаются за счет четкой популяционной структуры вида.

Другой тип внутривидовой изменчивости линьки наблюдается у птиц с кочующим типом передвижений, при котором сроки, темпы и объем линьки определяются условиями среды обитания, в частности внешним фотопериодом. Таким образом, различия в линьке обитателей разных участков ареала больше связаны с разницей в длине светового дня, чем с наследственными особенностями самих птиц. Этот тип изменчивости дает возможность регулировать свою годовую циклику в зависимости от места нахождения особи и успешно существовать одним и тем же птицам или их потомкам в разных участках своего ареала.

В связи с таким двойственным характером изменчивости для каждого вида представляется целесообразным выяснить не только наличие или отсутствие самого процесса линьки в какое-то время, ее сроки, общую продолжительность и объем, но и установить возможность и способы регуляции.

При выяснении объема необходим дифференцированный подход к возрастным и дефинитивным линькам. Это предполагает обязательное определение возраста обследуемой птицы. Хотя в литературе часто используется условное деление линек птиц на полные (с заменой маховых и рулевых перьев) и неполные (без их замены), оно оказывается весьма относительным. В действительности существуют все степени перехода между этими типа-

ми и даже, при так называемой «полной линьке», часть перьев и пуха на теле птицы нередко остается от предыдущего наряда. Так, например, при полной послебрачной линьке вьюрковых особи, линяющие в поздние сроки, часто не заменяют внутренние второстепенные и наружные первостепенные маховые.

При неполной линьке птиц (постювенальной или предбрачной) количество заменяющихся перьев может варьировать в очень больших пределах от почти полной замены перьев до отсутствия линьки у особей из некоторых частей ареала. Однако чаще всего в постювенальную линьку вариации в количестве заменяющихся перьев наблюдаются на крыловой, головной и хвостовой птерилиях. При описании крыловой птерилии следует обратить внимание на все участки оперения, перечисленные выше, учитывая количество перелинявших и старых больших, средних и малых верхних кроющих крыла. Нижние кроющие маховых во время постювенальной линьки также могут либо полностью заменяться, отрастая в гнездовой период жизни, либо только формироваться впервые в это время, либо, отрастая в гнездовое время, не линять в постювенальную линьку. Среди больших перьев крыла наибольшая вариабельность наблюдается в замене так называемых «третьестепенных» маховых.

На головной птерилии сильная изменчивость характерна в линьке лобного, межчелюстного, ушного отделов и уздечки.

В предбрачную линьку вариации в количестве заменяющихся перьев особенно часто наблюдаются на головной, спинной и брюшной птерилиях, а также в линьке крыла и хвоста.

Сведения об объеме линьки на всех птерилиях при анализе внутривидовой изменчивости процесса следует занести в таблицу, образец которой прилагается (табл.).

Сроки линьки для каждой точки ареала устанавливаются посредством отловов линяющих особей. Наиболее пристального внимания требуют начальные стадии замены оперения у молодых птиц, так как за начало линьки последних может быть ошибочно принято дорастание перьев на тех участках тела, которые были лишены перьевого покрова в гнездовое время. К тому же начальные стадии процесса варьируют по срокам сильнее, чем конечные, и это требует относительно бо́льшего количества сведений для их определения. В общем для выявления сроков линьки вида в обследуемой местности желательно получить данные не менее чем о 100 особях.

Выяснение индивидуальной продолжительности линьки связано либо с массовым маркированием птиц в данной местности, либо с содержанием птиц в неволе. Поскольку кольцевание требует больших затрат труда и времени и в то же время не гарантирует получение положительных результатов в короткий срок, то предпочтение может быть отдано второму способу. Опыт содержания птиц показывает, что при хорошем уходе они сохраняют нормальные сроки и темпы линьки.

Таблица

Объем линьки птиц из разных частей ареала вида

Участки оперения	Объем линьки в разных географических точках			
	Литовской ССР	Ленинградской обл.	Крыму	и т. д.
Головная птерилия				
лобный отдел				
коронарный "				
затылочный "				
заушный "				
ушной "				
глазной "				
межчелюстной "				
челюстной "				
уздечка				
Брюшная птерилия				
шейный отдел				
грудной "				
подмышечный "				
вентральный "				
поствентральный "				
Спинная птерилия				
шейный отдел				
межлопаточный "				
дорсальный "				
крестцовый "				
Плечевая птерилия				
Бедренная "				
Голенная "				
Анальная "				
Хвостовая "				
рулевые 1				
" 2				
" 3				
" 4				
" 5				
" 6				
вкх				
нкх				
Крыловая птерилия				
первостепенные				
маховые 1				
" 2				
" 3				
" 4				
" 5				
" 6				
" 7				
" 8				
" 9				
" 10				
второстепенные				
маховые 11				
" 12				
" 13				
" 14				

Участки оперения	Объем линьки в разных географических точках			
	Литовской ССР	Ленинградской обл.	Крыму	и т д
маховые 15				
„ 16				
третьестепенные				
маховые 17				
„ 18				
„ 19				
Крыловая птерилия				
бвквм				
свквм				
мвквм				
бвкпм				
свкпм				
карп к				
к мет				
в марг				
в проп				
м ал				
к ал				
вкк				
нкк				
н марг				
бнкпм				
снкпм				
бнквм				
снквм				
нктм				
Аптерии				
н проп				
н плеч				
брюшная				
боковая				
спинная				

Примечание. Таблица заполняется при помощи следующих условных обозначений:

X (X) — у всех (или у части) особей заменяется все оперение на данном участке;

+ (+) — у всех (или у части) особей заменяется часть оперения на данном участке;

— (—) — у всех (или у части) особей оперение на данном участке не заменяется.

С этой целью следует отловить до начала линьки по 5—10 особей каждой возрастной и половой группы обследуемого вида и после того, как они начнут брать корм, поместить их в садки с естественным освещением. Последнее условие необходимо соблюдать, так как длина светового дня в период линьки может оказывать большое воздействие на ее темпы.

Лучшим кормом при содержании птиц (практически всех видов) в неволе в период линьки являются свежие муравьиные коконы, которые следует давать в изобилии. В зависимости от

характера питания данного вида необходимо добавлять и другие корма (зерновую смесь, ягоды, куриное яйцо и т. д.). Подопытным птицам необходима свежая зелень (мокрица, одуванчик, птичья гречишка, салат) и минеральная подкормка (проваренная скорлупа куриных яиц мел, уголь).

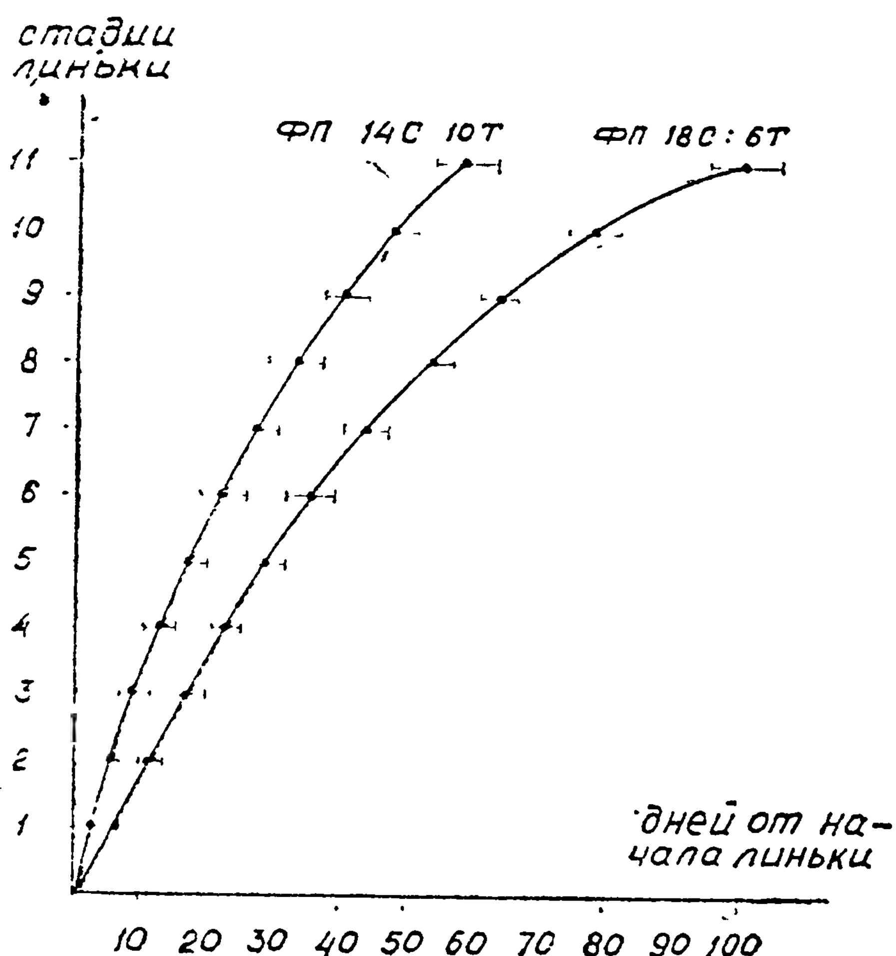


Рис. 3. Темпы линьки зябликов из Ленинградской области на постоянных фотопериодах (образец)

Экспериментальные исследования по выявлению возможности фотопериодической регуляции темпов и объема линьки проводятся на птицах, отловленных в разных географически удаленных друг от друга точках ареала.

Известно, что длина светового дня является сигнальным фактором внешней среды, контролирующим сроки начала и темпы протекания различных сезонных явлений. При значительной площади ареала и его большой протяженности с севера на юг обитатели северных и южных его частей в одно и то же время находятся в разных фотопериодических условиях. Поэтому оптимальные и критические величины продолжительности светлого времени суток обычно бывают различными для особей из разных его участков.

Выполненными ранее работами в общей схеме было показано, что у птиц с регулируемым типом линьки длинный световой день (20—17 часов) увеличивает общую продолжительность послебрачной и постювенальной линек за счет резкого замедления темпов во второй ее половине. В то же время более короткий день (15—13 часов) сокращает время линьки за счет увеличения темпов первой половины процесса. Еще более короткий световой день (12—8 часов) обычно заставляет птиц отказаться от замены всех или большей части перьев.

Такая закономерность объясняется тем, что линька является процессом, протекающим во время быстро сокращающегося осеннего дня, а потому начальные, срединные и конечные ее стадии в природе проходят при фотопериодах с разными длинами светлой части суток — более продолжительными в начале и более короткими в конце.

Экспериментальным методом на птицах из разных географических популяций устанавливается: 1) существует ли у особей

данного вида способность регулировать сроки, темпы и объем линьки или обнаруженные различия в замене оперения птиц из разных точек ареала носят наследственный характер и 2) имеются ли внутривидовые различия в чувствительности к одним и тем же фотопериодам.

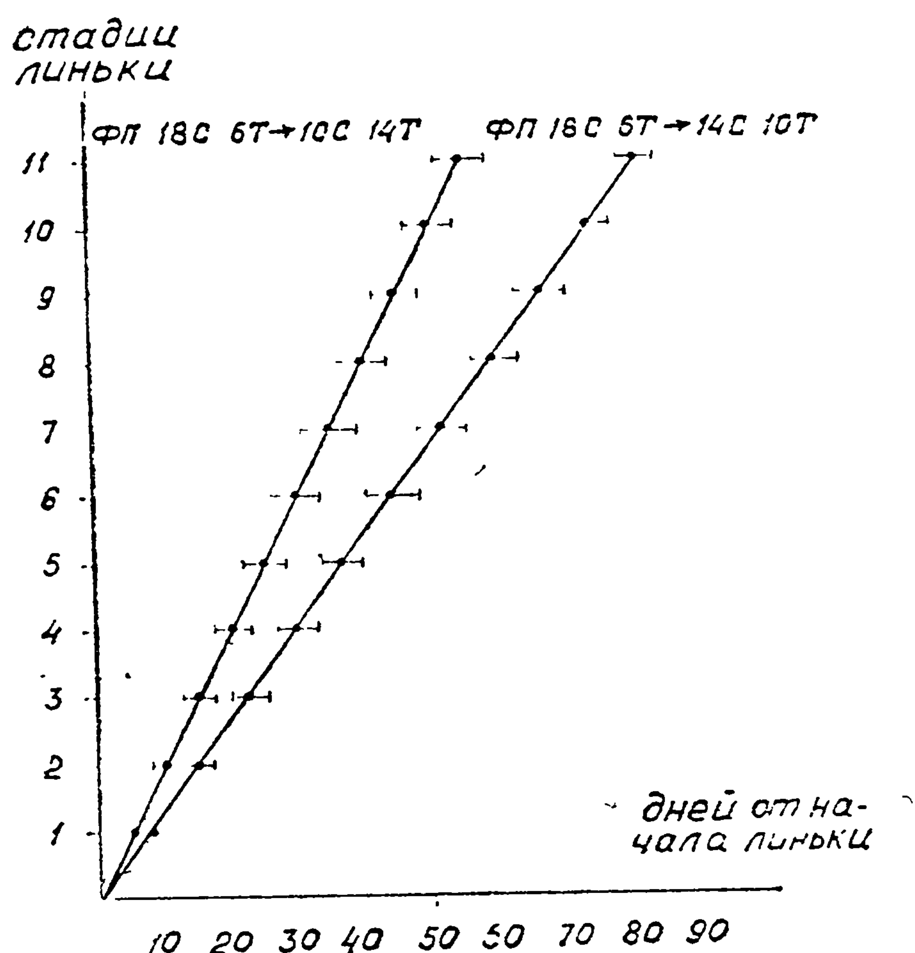


Рис. 4. Темпы линьки зябликов из Ленинградской области на фотопериодах с сокращающейся длиной дня (образец)

Схема постановки подобных экспериментов сводится к тому, что одинаковое количество особей одного вида из разных частей ареала до начала послебрачной и постювенальной линек помещается в камеры и содержится при постоянных фотопериодах: 18С: 6Т; 14С : 10Т; 12С : 12Т. Каждая опытная партия должна состоять не менее чем из 10 птиц. Этого относительно небольшого количества подопытных животных оказывается вполне достаточно для выяснения основных параметров процесса, так как здоровые особи при надлежащем уходе за ними дают очень четкие и ясно различимые результаты. Практически большие опытные партии содержать весьма сложно, поскольку для выяснения различий в линьке только в двух точках ареала требуется 60 птиц на протяжении 60—120 дней.

Результаты эксперимента могут быть занесены в таблицу, в которой указывается объем линьки птиц при разных фотопериодах, аналогичную приведенной. Темпы линьки разных опытных партий целесообразно изобразить графически (рис. 3). На этом графике на оси абсцисс откладывается время в днях от начала линьки, а на оси ординат — стадии линьки, которые определяются описанным выше способом.

Следует заметить, что полученные на графике линии, характеризующие темпы линьки на постоянных фотопериодах, носят криволинейный характер, так как постоянный фотопериод, в отличие от естественного (изменяющегося), вызывает замедление конца процесса. Поэтому в дополнение к данной серии опытов весьма целесообразна бывает постановка экспериментов по регуляции темпов линьки быстро и медленно сокращающимся световым днем. В этом случае птицы в начале опыта, по две опытные партии из каждой точки ареала, содержатся в одинаковом световом режиме с длинным днем (18С : 6Т). С началом линьки они переводятся в такие условия, при которых у одной партии

день сокращается на один час в неделю, а у другой — на один час за три недели (рис. 4).

Кривая, характеризующая темпы линьки в этих экспериментах, будет носить прямолинейный характер, и угол ее наклона к оси абсцисс покажет разницу в темпах процесса.

ЛИТЕРАТУРА

Гагинская А. Р. Методические указания к сбору и обработке материала для главы «Линька».— В сб: Материалы V заседания МРГ по проблеме «Исследование продуктивности вида в пределах ареала». Вильнюс, 1973, с 87—92.

Гагинская А. Р., Рымкевич Т. А. Методические указания к прижизненной обработке птицы. Там же, 1973, с. 155—167.

Носков Г. А. К вопросу об эколого-физиологической целостности вида у птиц — В сб: Исследование продуктивности вида в ареале. Вильнюс, 1975, с. 106—118.

Носков Г. А., Гагинская А. Р. Ювенильная линька и миграции полевого воробья в условиях Ленинградской области.— «Вопросы экологии и биоценологии», 1969, т. 9, с. 48—58.

Носков Г. А., Гагинская А. Р. К методике описания состояния линьки у птиц.— «Сообщения Прибалт. комиссии по изучению миграций птиц», 1972, вып. 7, с 154—163.

Ashmole N. P. The black Noddy Anous tenuirostris on Ascersion Island.— "Ibis", 1962, 103, 235—273.

Evans P. R. Autumn movement, moult and measurement of the Lesser Redpoll Carduelis flammea cabaret.—"Ibis", 1966, 108, 183—216.

Foster M. S. Molt cycles of the orange-crowned warbler.—"Condor", 1967, 69, 2, 169—200.

Haukioja E. Processing moult card data with reference of the chaffinch Fringilla coelebs.—"Ornis Fennica", 1971, 48, 1, 25—32.

Mewaldt L. R. Pterylography and natural and experimentally induced molt in Clark's Nutcracker.—"Condor", 1958, 60, 165—187.

Miller A. H. The molts of the loggerhead shrike Lanius ludovicanus Linnaeus.— "Univ. Calif. Publ. Zool.", 1928, 30, 393—417.

Miller A. H. Molt cycles in equatorial Andean sparrows.—"Condor", 1961, 63, 143—161.

Newton J. The moult of the bullfinch Pyrrhula pyrrhula.—"Ibis", 1966, 108, 1, 41—67.

Pitelka F. A. Pterylography, molt and age determination of American jays of the genus Aphelocoma.—"Gondor", 1945, 47, 229—260.

Snow D. W. A guide to moult in British birds. B.T.O. Field guide no II.— In: Office Services Ltd. Laton, 1967.

Stresemann E. Die Mauser der Vögel.—"J. Ornithol.", 1966a, 107, 445.

Stresemann E. Inheritance and adaptation in moult.—"Proceedings ot the XIVth International Ornithological Congress". Oxford and Edinburgh, 1966 b, 75—80.

Stresemann E. und V. Die Mauser einiger Emberisa-Arten.—"J. Ornithol.", 1969, 110, 3—4, 291—313, 475—481.

Stresemann E. und V. Die postnuptiale und die praenuptiale Vollmauser der asiatischen Würger Lanius tigrinus und Lanius cristatus.—"J. Ornithol.", 1971, 112, 4, 373—395.

Stresemann E. und V. Über die Mauser in der Gruppe Lanius isabellinus.— "J. Ornithol.", 1972, 113, 1, 60—75.

УДК 591.911

МЕТОД МЕЧЕНЫХ ОСОБЕЙ В ИССЛЕДОВАНИИ ТЕРРИТОРИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ПТИЦ (ВОПРОСЫ ТЕРМИНОЛОГИИ)

А. В. БАРДИН

Ленинградский гос. университет им. А. А. Жданова

Многие животные, и в особенности птицы, обладают высоко развитой способностью к передвижению, благодаря чему установление связи с территорией у них происходит активно, т. е. является поведенческим актом. Поэтому вся система пространственных отношений особи или вида, связанная с любым проявлением жизнедеятельности, может быть названа территориальным поведением в самом общем понимании этого термина. Подвижность индивидуумов (пассивная и активная) участвует в выполнении функций двоякого рода: 1) экологических, связанных с использованием ресурсов среды и избежанием неблагоприятных условий; 2) генетических, играющих определенную роль в генетической системе вида. Будучи ответственной за обмен генами между популяциями, подвижность наряду с избирательностью скрещивания регулирует соотношение инбридинга и аутбридинга в популяциях — и в этом ее основное эволюционное значение (Э. Майр, 1968, с. 321—339). Так как активная подвижность птиц обусловлена характером территориального поведения, выработанного в ходе эволюции, то оно в свою очередь само становится немаловажным фактором в дальнейшей эволюции каждого вида птиц (А. С. Мальчевский, 1974). В последнее время получила распространение идея о «полиморфизме» популяций в отношении склонности к перемещениям. Э. Майр (1968, с. 448) пишет, что, по-видимому, в отношении подвижности особи в популяциях животных делятся на три класса: «...1) особи, которые рассеиваются медленно и случайно, подобно неодушевленным предметам; 2) особи, которые имеют тенденцию оставаться на одном месте (филопатричность); 3) особи, перемещающиеся на более далекие расстояния, чем можно было бы ожидать». Он подчеркивает, что особенности видообразования в данной группе животных в значительной степени зависят от преобладания в популяции одной из двух тенденций: филопатричности или дальнего расселения. Используя терминологию А. С. Мальчевского (1968, 1969), можно сказать, что их соотношение и определит, будет ли популяция развиваться по более дисперсному или более консервативному пути эволюции. Выделенные А. С. Мальчевским (1968, 1969, 1974) дисперсный и

консервативный типы популяций у птиц представляют собой два абстрактных предела, к которым могут приблизиться популяции при абсолютном преобладании одной из двух описанных тенденций. Реальные популяции в отношении подвижности индивидуумов располагаются где-то между этими крайностями, причем их сдвиг в одну или другую сторону зависит не только от видовой принадлежности, но и от ряда иных причин, таких, например, как плотность, «возраст» популяции, расположение ее в центре или на периферии ареала вида и т. д.

По причине наблюдаемой неоднородности территориального поведения особей одной популяции представляется необходимым отойти от типологического подхода в рассмотрении явлений пространственного распределения птиц и попытаться понять причины его разнообразия как внутри одного вида, так и в пределах всей рассматриваемой группы.

Можно проследить два направления в изучении экологии животных, ориентируясь на ту роль, которую исследователь отводит индивидууму в своем исследовании вида. Первое — когда каждая особь дает только один или несколько фактов (например, возвратов колец) и исследование строится на получении этих фактов от большого числа особей (чем больше, тем лучше). Второе — когда основное внимание направлено на длительное изучение какой-либо стороны жизнедеятельности (в нашем примере — территориального поведения) отдельных индивидуумов, количество которых по понятным причинам не может быть очень большим. Смысл исследования состоит здесь в составлении как можно более подробных биографий изучаемых особей, на основании которых можно делать выводы о виде в целом. Естественно, что эти два направления заменить друг друга никогда не смогут. Некоторые преимущества первого, массового, подхода — большое количество материала, формализация методики, возможность применения статистической обработки — все же не позволяют отказаться от второго, индивидуализированного. Так или иначе, только во втором случае мы наблюдаем явление целиком, как оно в действительности протекает в природе. Это направление исследований и разбирается в настоящей статье.

Описание территориального поведения индивидуумов прежде всего требует общепринятой терминологии, а ее как раз и не существует. Для дальнейшего обсуждения здесь предлагаются определения ряда терминов, часть из которых в том или ином виде встречается в литературе, однако применяется крайне неоднозначно. Основные из этих понятий рассматривались нами ранее (Г. А. Носков и др., 1975). Сразу нужно оговориться, что, по-видимому, невозможно описать все громадное разнообразие связей птиц с территорией, используя только общую терминологию. Для многих объектов понадобится уточнение [illegible] и предложение новых терминов; было бы хорошим правилом в каждой статье

посвящать хоть несколько строк терминологии, чтобы работы можно было адекватно сравнивать и сопоставлять друг с другом.

Для описания части пространства, на котором протекает жизнедеятельность особи, можно предложить два основных термина.

Пространство жизнедеятельности — вся территория, на которой особь побывала в течение своей жизни. В него входят места рождения, гнездования, зимовки, пути перелетов и т. д. Можно выделять суточное, сезонное, годовое (и т. п.) пространства жизнедеятельности, подразумевая под ними площадь, в пределах которой протекала вся жизнедеятельность особи в соответствующий отрезок времени.

Участок обитания — та часть пространства жизнедеятельности, на которой в течение определенного периода жизни изо дня в день протекает вся суточная активность особи (т. е. суточные пространства жизнедеятельности совпадают).

Практически участок обитания можно определить, наблюдая за индивидуально маркированной птицей и отмечая точки ее встреч на карте. Для определения его размеров можно предложить следующие правила. Участком обитания условно считается выпуклый многоугольник, описывающий все точки встреч данной особи за определенное время. Измеряются: 1) площадь S и 2) расстояние между наиболее удаленными точками встреч, называемое условным диаметром ($D_у$) участка. Последнюю величину можно определять гораздо точнее, поэтому она предпочтительнее для тех видов, которые обитают в относительно однородных биотопах, так как форма участка их обитания близка к округлой. Для достаточно точного определения величины условного диаметра требуется гораздо меньше наблюдений, чем для определения площади того же участка.

Для описания территориального поведения наиболее важны понятия «оседлость» и «миграция». Нами (Г. А. Носков и др., 1975) было предложено определять их следующим образом:

Оседлость — это пребывание особи в пределах одного участка обитания.

Миграция — это процесс смены участков обитания. При этом миграцией надо считать только такое перемещение особи, в результате которого ее новый участок уже не будет включать в себя предыдущее место обитания. Величина расстояния, на которое переместилась особь, сама по себе, безотносительно к размерам участка обитания, не позволяет судить, произошла ли миграция или нет. Так, например, на рис. видно, что в случае A особь совершила миграцию, в случае $Б$ — продолжает вести оседлый образ жизни.

Большие разногласия возникают при обсуждении степени филопатричности или гнездового консерватизма особей, главным образом из-за недостаточной определенности этих понятий. А. И. Ильенко (1962) делает попытку [illegible] консерватизма, которая, по-видимому, может быть положена в

основу дальнейшего обсуждения этого вопроса. Для описания территориального поведения особи нам важен консерватизм участка обитания, в пределах которого выбирается гнездовая территория (оседлые особи в этом смысле строго консервативны). Для обсуждения же вопросов динамики популяций особое значение приобретает популяционный консерватизм, если только границы популяций можно определить.

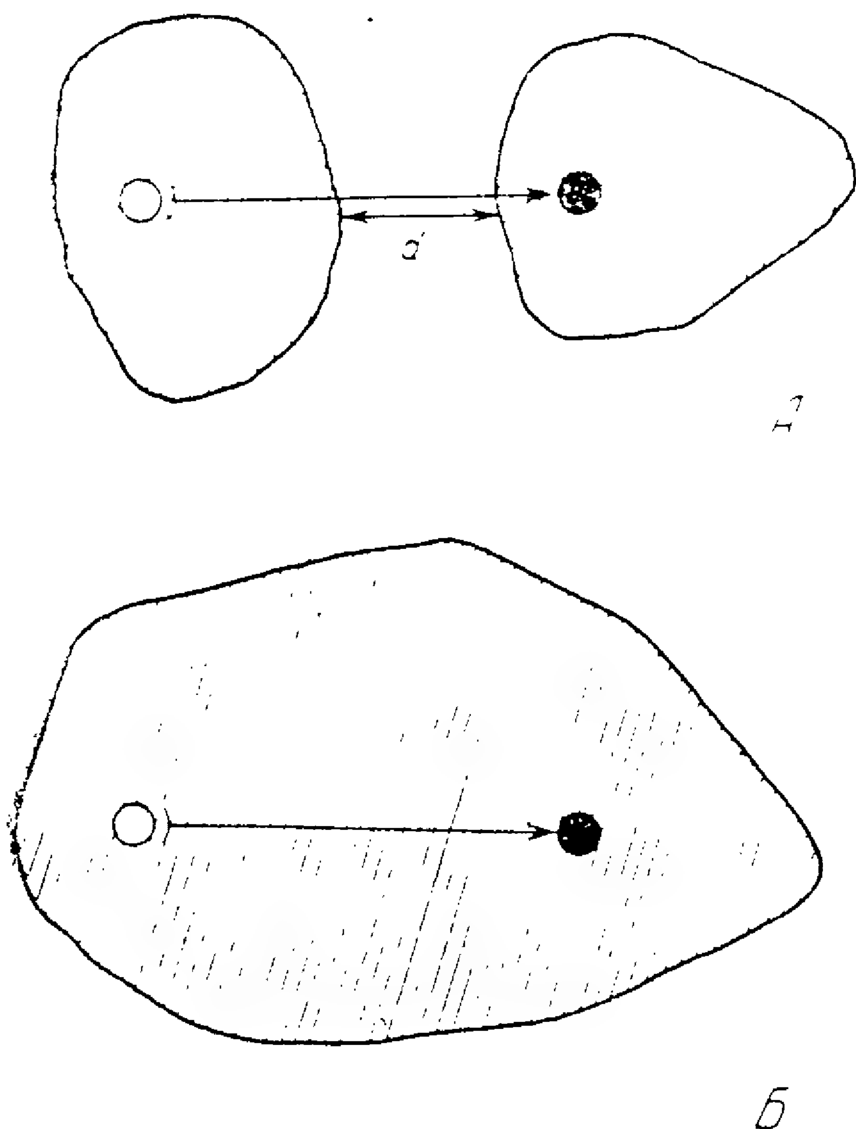


Рис. Два возможных случая пространственного соотношения точки кольцевания (○) и точки повторного отлова (●) с участками обитания индивидуума. Расстояние между точками кольцевания и повторного отлова в обоих случаях одинаково. В случае *А* — миграция произошла, в случае *Б* — миграция не произошла, *d* — эффективная дальность миграции

Теперь необходимо остановиться на дисперсии и спэйсинге, подчеркнув, что поскольку эти явления прямо противоположны явлению консерватизма, то и рассматривать их нужно в той же классификации, что и консерватизм (т. е. прежде всего различать уход из участка обитания и уход за пределы популяции). Термин дисперсия был предложен Дж. Фишером (Fisher, 1955) для обозначения разлета молодых птиц от места их рождения. Р. Берндт и Г. Штернберг (Berndt, Sternberg, 1968) определяют это явление как перемещение неполовозрелых птиц от места их рождения к месту первого гнездования или взрослых птиц от одного места гнездования к последующему. Причем дисперсией называют только такие перемещения, которые происходят под действием внутренних механизмов. Дисперсия может наблюдаться в «чистом виде» или выступать в качестве побочного явления при различного типа миграциях. Существуют два английских термина (dispersal — процесс расселения, dispersion — распределение птиц в пространстве, образующееся в результате dispersal и spacing), которые переводят на русский язык одним словом «дисперсия». По этой причине его употребление часто двусмысленно.

Спэйсинг (spacing) по своему эффекту сходен с дисперсией, но в отличие от нее вызывается причинами иными, чем внутреннее стремление к расселению (ошибки в ориентации при перелете, поиски половых партнеров, места для гнезда и т. п.).

Предложивший этот термин Р. Джонстон (Johnston, 1961) считает, что смена мест гнездования у взрослых птиц происходит только вследствие спэйсинга, оставляя дисперсию атрибутом исключительно неполовозрелых птиц.

Итак, дисперсия и спэйсинг обозначают явления, в результате которых происходит перемещение особей от места рождения к месту гнездования или от одного места гнездования к последующему. Расстояние между этими местами по прямой получило название эффективной дальности дисперсии (или спэйсинга). Однако, как это ни парадоксально, ни один из авторов не останавливается на определении того, что считать «местом рождения» или «местом гнездования». Х. А. Михельсон и Я. А. Виксне (1973) подчеркивают, что такую неопределенность следует считать основной методической ошибкой при оценке степени консервативности и дисперсности популяций птиц.

Можно предложить под **местом рождения** понимать участок обитания родителей или участок обитания слетков от оставления гнезда до начала разлета, а под **местом гнездования** — тот участок обитания, в пределах которого птица гнездится. В данном случае в качестве критерия дисперсии (или спэйсинга) должен рассматриваться лишь факт смены участка обитания в гнездовой зоне пространства жизнедеятельности. **Эффективной дальностью** дисперсии (или спэйсинга) предлагается считать: для молодых птиц — расстояние по прямой от гнезда, где вывелась данная особь, до ближайшей к нему границы ее участка обитания; для старых птиц — расстояние по прямой между ближайшими границами прежнего и нового участков обитания. Строго придерживаться этих правил имеет смысл особенно тогда, когда дальность дисперсии сравнима с размерами участка обитания.

Если особь после процесса дисперсии осталась в пределах своей популяции, то такую дисперсию можно назвать **ближней** в отличие от **дальней**, предполагающей перемещение особи в другие популяции (терминология Я. А. Виксне, 1970). А. С. Мальчевский (1974) подробно разбирает значение ближней и дальней дисперсий и делает вывод, что если для особи ближняя и дальняя дисперсия в принципе равнозначны, то для вида ближняя дисперсия дает эффект, сходный с консерватизмом.

Рассмотренные понятия определяют разные аспекты пространственно-временных связей отдельных индивидуумов. Другая сторона территориального поведения — это взаимоотношения индивидуумов друг с другом при использовании пространства жизнедеятельности. Для многих животных известно явление пространственного или временно́го взаимоисключения особей или групп особей в процессе потребления ресурсов среды — территориальность. В предельном случае это ведет к образованию защищаемых участков, или **территорий**, на которых в течение некоторого времени протекает вся или часть жизнедеятельности

одной только особи (пары, стаи) и каким-либо образом исключается по крайней мере некоторая часть жизнедеятельности (например, размножение, кормление) других особей (пар, стай).

Многие авторы рассматривают территориальное поведение в узком смысле — как поведение, связанное с установлением и защитой территорий. Однако такая трактовка вряд ли целесообразна, так как предполагает рассматривание территориальных взаимоотношений особей в отрыве от свойственных им на протяжении жизненного цикла пространственно-временных связей. А ведь именно эти пространственно-временные связи являются первичными по отношению к явлениям, возникающим в результате взаимодействия особей, и обусловливают их отношение как к территории, так и к другим особям своего и других видов.

При индивидуализированном подходе к экологии вида особую остроту приобретает проблема его популяционной структуры. На практике бывает трудно использовать общие и расплывчатые термины, употребляемые при изучении этой проблемы. Поэтому целесообразно выработать конкретные тесты, которыми можно было бы пользоваться в природной обстановке.

Каждая особь за свою жизнь приходит в контакт с каким-то количеством конспецифичных особей. Контакт с ними может иметь разный характер (в качестве полового партнера, члена стаи, обитателя соседней территории, даже при случайной встрече во время миграции и т. д.) и соответственно разное значение как для жизни данного индивидуума, так и для жизни вида в целом. В последнем случае наиболее важны те контакты, которые непосредственно отвечают за репродуктивный успех и качество производимого потомства. Круг особей своего вида, с которыми рассматриваемый индивидуум так или иначе приходит в контакт в течение своей жизни, предлагается назвать *сферой индивидуального контакта* особи. Она включает в себя всех потенциальных половых партнеров, разного рода конкурентов и иных особей, могущих оказать прямое влияние на жизнь рассматриваемой особи, в то время как остальные особи вида в прямом отношении будут для нее безразличны. Потомки этой особи будут каким-либо образом рассеиваться среди населения вида. Они сами и сферы их индивидуального контакта будут определять некую совокупность распределенных в пространстве особей, на наследственную природу которых потенциально способен оказать воздействие генотип рассматриваемой особи. Эта совокупность может быть названа *сферой генетического влияния* индивидуума. В том случае, когда особи всю жизнь оседлы (их расселение происходит на первом году жизни), сферы их индивидуального контакта и генетического влияния строго очерчены территориально. При другом характере территориального поведения эти сферы, конечно, уже не имеют такой пространственной определенности.

С этих позиций можно несколько иначе подойти к определению популяционной структуры вида. Так, если мы обнаружим, что сферы индивидуального контакта равномерно охватывают все население вида, то в этом случае не может идти речь о локальных популяциях в обычно понимаемом смысле (по Райту, Майру). Но в том случае, если сферы индивидуального контакта внутри одной группы особей перекрываются больше друг с другом, чем с особями других групп, то такие группы уже можно аналогизировать с локальными популяциями. А если сферы индивидуального контакта более или менее совпадают со сферами генетического влияния, то представляется возможным говорить о популяциях в строгом генетическом смысле. Если подходить к проблемам структуры вида с этой стороны, то первоочередной задачей становится тщательное изучение территориального поведения, а также сфер индивидуального контакта и генетического влияния у отдельных особей исследуемого вида.

ЛИТЕРАТУРА

Виксне Я. А. Связь с местом рождения у озерной чайки (Larus ridibundus L.).— В кн.: Материалы VII Прибалтийской орнитол. конференции. Рига, 1970, т. 1, с. 41—44

Ильенко А. И. О формировании местных популяций у больших синиц.— «Зоол. журн», 1962, т. 41, с. 736—743.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968, 597 с.

Мальчевский А. С. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций у птиц.— «Зоол. журн.», 1968, т. 47, вып. 6, с. 833—842.

Мальчевский А. С. Дисперсия особей и эволюция видов и популяций у птиц.— В кн. Орнитология в СССР. Ашхабад, 1969, кн. 1, с. 111—124.

Мальчевский А. С. Отношение животных к территории как фактор эволюции (на примере птиц) — «Вестник Ленинградского ун-та», 1974, т. 3, вып. 1, с. 5—15

Михельсон Х. А., Виксне Я. А. К вопросу об изучении территориальных связей популяций птиц.— В кн.: Ориентация и территориальные связи популяций птиц. Рига, «Зинатне», 1973, с. 85—94.

Носков Г. А., Бардин А. В., Резвый С. П. О терминологии в описании территориального поведения птиц — В кн.: Материалы Всесоюзн. конф. по миграции птиц. М., Изд-во МГУ, 1975, ч. 1, с. 59—63.

Berndt R., Sternberg H. Terms, studies and experiments on the problems of bird dispersion.—"Ibis", 1968, 110, 3, 256—269.

Fisher J. The dispersal mechanisms of some birds.—"Acta XI Congr. Intern. Ornithol." Basel—Stuttgart, 1955, 437—442.

Johnston R. F. Population movements of birds.—"Condor", 1961, 63, 5, 386—389

УДК 591.545.43

О КОМПЛЕКСНОМ ИЗУЧЕНИИ НОЧНОЙ МИГРАЦИИ ПТИЦ

К. В. БОЛЬШАКОВ

Ленинградский гос. университет им. А. А. Жданова

Предлагаемый комплексный метод выработан при изучении ночных перемещений птиц на территории Ленинградской области. Он применялся в течение ряда лет и может считаться вполне опробированным. В него входят: наблюдения на фоне диска луны; регистрация звуковых сигналов; наблюдения за стартом ночных мигрантов; изучение поведения птиц при окончании ночного полета; количественные учеты стартующих и приземляющихся птиц на пробных площадках; анализ отловов мигрантов стационарными ловушками. Крайне желательно применение метода наблюдений в телескоп в луче прожектора. Дополнительная информация может быть получена путем наблюдений у маяков, прижизнённым описанием отловленных птиц, маршрутно-площадочными учетами мигрантов.

В ряде случаев полезно проводить вспомогательные мероприятия: сбор сведений по погодным условиям; регистрацию видимости астроориентиров (при исследовании способов ориентации мигрантов); измерение уровня освещенности (при изучении ночного ритма активности и его регуляции).

Основной недостаток широко распространенного в настоящее время радиолокационного способа изучения невидимых миграций — невозможность прямого определения видов птиц — уже привел к появлению комплексных методик. Так радиолокационные исследования часто сочетаются с наблюдениями на фоне диска луны или в луче прожектора (W. Drury et al., 1961; S. Gauthreaux, 1969, 1970, 1971; Alerstam et al., 1973) или дневными маршрутными учетами и отловом птиц (J. Parslow, 1962, 1969; D. Lack, J. Parslow, 1962; W. Drury, Keith, 1962; I. Nisbet, 1963; T. Alerstam, 1972).

Предлагаемый нами комплекс методов позволяет практически изучать все аспекты ночных перемещений у отдельных видов птиц, кроме пролета в облаках и выше их, и может быть выполнен в полном объеме двумя одновременно работающими орнитологами, имеющими навыки полевого определения птиц по внешнему виду и голосам.

Наблюдения на фоне диска луны осуществляются посредством телескопа, направленного на освещенный диск. Детальное

описание техники наблюдений имеется в ряде специальных руководств (G. Lowery, 1951; G. Lowery, R. Newman, 1955; I. Nisbet, 1959, 1961). Отметим лишь наиболее важные детали.

Для каждого силуэта отмечаются следующие показатели:

1) время наблюдения силуэта (определяется по ближайшей минуте);

2) вид птицы, если он установлен. Видовая принадлежность мигрантов определяется по характеру силуэтов, и здесь навыки наблюдателя имеют решающее значение. Точность видоопознавания также зависит от времени пребывания птицы в поле зрения наблюдателя;

3) число одновременно наблюдаемых особей (в случае полета группы или стаи);

4) направление перемещения силуэта через диск луны (лунный курс). Для этого на луне отмечаются точки входа и выхода силуэта. Они определяются по мнимым часовым точкам (окружность лунного диска мысленно представляется в виде циферблата часов) или по ориентирам лунного рельефа;

5) отношение размера птицы к величине определенного лунного кратера (главный показатель для определения высоты полета). Лучше всего использовать кратер «Платон», имеющий правильную круглую форму (H. Wolf, 1967);

6) форма траектории перемещения через луну.

При последующих вычислениях необходимы данные по азимуту и высоте луны над горизонтом. Они могут быть вычислены

Таблица 1

Журнальная запись наблюдений на фоне диска луны

Дата ________________

Место наблюдений ________________

Сроки наблюдений ________________

Время местного захода (восхода) солнца ________________

Форма и размеры видимой части лунного диска ________________

Наблюдатели ________________

Время наблюдения	Азимут луны, градус	Высота луны, градус	Вид птицы	Число одновременно наблюдаемых особей	Лунный курс	Отношение размера силуэта к величине кратера «Платон»	Характер траектории полета
22,31	150	27	Кукушка	1	7,30—1,30	2/3	прямая

или измерены наблюдателем при помощи довольно простого угломерного приспособления, уже описанного в литературе (I. Nisbet, 1959). Образец журнальной записи наблюдений на фоне диска луны приведен в табл. 1.

Для вычисления направлений полета птиц на основе отмеченных лунных курсов, азимута и высоты луны над горизонтом применяются две специальные таблицы, предложенные И. Нисбетом (Nisbet, 1959). Определение высоты полета мигрантов производится по формуле, разработанной немецкими орнитологами (H. Wolf, 1967). Непосредственные данные по высотному распределению птиц позволяют значительно уточнить существующие способы оценки интенсивности ночного пролета при наблюдениях на фоне луны (W. Rense, 1946, 1950; G. Lowery, 1951; G. Lowery, R. Newman, 1955; I. Nisbet, 1959, 1961, 1963). Во-первых, определяется число птиц, пересекающих оси эллипса наблюдения за один час на данном уровне высоты. Затем по каждому сектору направлений в 22°30′ численность пересчитывается на фронт в 1 километр. Пересчет производится путем умножения на коэффициенты, определяемые на основе угловых размеров луны, высоты ее над горизонтом, направления и высоты полета птиц. Суммарное значение для разных уровней высоты и секторов направлений представляет показатель интенсивности миграции в данный час ночи методом наблюдений на фоне диска луны.

В зависимости от целей исследования наблюдения проводятся при величине видимой части луны 25—30% и более. При количественных оценках направлений, высоты и интенсивности миграции возможны два решения: либо наблюдения проводят в ограниченное число ночей во время периода полнолуния, либо вводят специальные поправки на изменчивость размеров видимой части лунного диска. Последнее, безусловно, еще более усложняет и без того громоздкие расчеты.

Наблюдения могут продолжаться один—два часа или всю ночь в зависимости от целей исследования, погодных условий, интенсивности миграции и высоты луны над горизонтом, которая должна превышать 14° (I. Nisbet, 1959).

Метод регистрации звуковых сигналов основывается на том факте, что многие виды птиц в течение всей ночной активности или в определенных фазах ее издают крики. Они фиксируются непосредственно наблюдателем или записываются на магнитную ленту.

При регистрации на слух наблюдателем отмечаются:

1) вид птицы. Для неизвестных сигналов применяются условные, но постоянные обозначения;

2) тип сигнала. За основу можно брать классификацию, разработанную А. С. Мальчевским (1972) и уточненную применительно к предмету исследования (К. В. Большаков, 1970, 1972);

3) число сигналов и число птиц в зоне слышимости наблюдателя определяется по специальному критерию отличия сигнализации одиночной особи от группы птиц (К. В. Большаков, 1972). Если крики издаются одиночкой, то они слышатся через определенный интервал (в фазе ночного полета у многих видов птиц он составляет порядка 3—4 секунд). При полете рассеянной группы сигналы следуют в виде вспышки, причем промежуток времени между первым и последним криком даже в больших группах не более 0,2—0,5 секунды. У плотностайных ночных мигрантов (некоторых ржанкообразных, гусей, казарок) ввиду непрерывной сигнализации число особей может быть определено лишь условно. Сходным образом, только примерно, можно установить численность в стаях уток и гагар, регистрируемых по видовым сопутствующим сигналам. Подсчет числа криков затруднен и при старте некоторых общественных ночных мигрантов, например дроздов-белобровиков (Turdus iliacus), из-за большой частоты издавания криков. Межвидовые группировки отмечаются особо (например, два сигнала «тти» одиночной зорянки (Erithacus rubecula) в группе, состоящей из пяти птиц дроздов-белобровиков);

4) направление полета одиночной особи или стаи определяется путем проведения условной линии через точки, где отмечаются сигналы. Оно отмечается с точностью до 22°30′ по известным местным ориентирам или компасу и только для птиц, пролетающих непосредственно над наблюдателем.

Сроки наблюдений могут варьировать в зависимости от целей исследования. Особые требования предъявляются лишь при количественной оценке ночной миграции этим методом. Однако время учетов необходимо строго фиксировать относительно местного захода—восхода солнца. Оно рассчитывается по астрономическому календарю для данной географической точки.

При оценке численности миграции этим методом учеты голосов проводят в постоянном, наименее зашумленном месте. В точке наблюдений опытным путем определяется дальность слышимости сигналов при трех ветровых ситуациях (скорость ветра соответственно равна 1—3 м/с, 4—6 и 7—12) в горизонтальной плоскости. Поскольку дальность слышимости голосов в горизонтальной плоскости составляет примерно 2,3 расстояния по вертикали (S. Ball, 1952), рассчитываются средние значения между этими показателями. Они записываются в таблицу отдельно для каждого наблюдателя (табл. 2).

При учетах регистрируется общее число птиц в зоне слышимости за час, которая определяется средней дальностью обнаружения криков при данных ветровых условиях (индивидуальные табличные дальности). Вариации по дальности слышимости криков отдельными наблюдателями и при разных ветровых условиях компенсируются перерасчетом численности отмеченных

Таблица 2

Определение коэффициента перерасчета (K) на стандартный объем

Наблюдатель ______________________________

Скорость ветра, м/с	L гориз.	L ср $=7/6L$ гориз.	v	V	$K=\frac{V}{v}$
1—3					
4—6					
7—12					

Примечание: L гориз. — установленная опытным путем дальность слышимости сигнала в горизонтальной плоскости; L ср. — расчетная средняя дальность; v — объем регистрации сигналов; V — стандартный объем.

птиц на стандартный объем (объем цилиндра радиусом 500 м и высотой, равной усредненной для всех наблюдателей дальности обнаружения сигналов при скорости ветра 4—6 м/с). Полученное значение используется как показатель интенсивности ночной миграции в приземном слое воздуха в данный час ночи.

Таблица 3

Суточная и сезонная динамика интенсивности ночной миграции дрозда-белобровика (Turdus iliacus) методом учета сигналов

Час после захода солнца	1—2.X.1970			
	скорость ветра	K	n	N
+1				
+2				
...				
+13				
Среднее за ночь				

Примечание: K — коэффициент перерасчета ([illegible] 2); n — число птиц, отмеченных за час в объеме регистрации (v); N — число птиц, пролетевших за час в стандартном объеме (V).

При количественной оценке регистрацию голосов проводят в течение всей ночи (сплошной учет): либо по 15 минут каждый час, либо в виде трех выборок (начиная с захода солнца и на протяжении 2—3 часов; одного часа в середине ночи; в течение 2—3 часов непосредственно перед восходом солнца). За показатель интенсивности миграции в данную ночь берется среднее число птиц, отмеченных в стандартном объеме за час наблюдений (по данным трех выборок или учетам в течение всей ночи). Результаты учетов представляются по следующему образцу (табл 3).

Точная оценка интенсивности ночного пролета определенного вида, лежащая в основе анализа таких явлений, как волнообразность миграции, ночной ритм активности, влияние погодных факторов на интенсивность перемещений и других, может быть получена лишь при применении всего предлагаемого комплекса методов (К. В. Большаков, С. П. Резвый, 1974).

Метод наблюдений за стартом ночного полета базируется на том, что многие виды птиц начинают миграцию в определенное время относительно момента местного захода солнца (Lack, 1963; Parslow, 1962, 1969; Bellrose, 1964; Drury, Nisbet, 1964; Casement, 1966; Evans, 1968; Nisbet, Drury, 1969; Gauthreaux, 1971; Herbard, 1971; Alerstam, 1972; Большаков, Резвый, 1971, 1972). Метод заключается в регистрации визуально и на слух специфических форм поведения птиц в этот период.

Выбор места наблюдений определяется двумя требованиями: достаточно большой концентрацией птиц в силу топографических и кормовых условий местности; возможностью визуального наблюдения за характером их поведения, что особенно трудно у мелких воробьиных ночных мигрантов (пеночек, славок, зорянок, чеканов и др.).

В удачно выбранном месте за один вечер можно наблюдать стартовое поведение сотен птиц различных видов, тогда как в другом месте, часто совсем рядом, отмечаются только стартующие одиночки. В целом лучшими местами являются открытые участки, поросшие редкой растительностью и расположенные на побережье крупных водоемов.

Наблюдения начинаются за один час до захода солнца и продолжаются до наступления полной темноты. Регистрация стартового поведения мигрантов может сочетаться с учетами голосов уже летящих птиц и наблюдениями на фоне диска луны. На широте 60° эти наблюдения длятся от 2,5 до 3.5 часов, ввиду изменчивости сумеречного периода.

У ряда воробьиных птиц стартовое поведение отмечается и в период утренних сумерек и может быть отнесено к ночной фазе [illegible]. Наблюдения осложняются тем, что этот «сумеречный старт» совпадает по времени с приземлением летевших ночью особей тех же видов. Наблюдения за этой формой стар-

тового поведения начинаются в среднем за 2,5 часа до местного восхода солнца. В другое время ночи птицы начинают полет исключительно редко.

Данные непосредственных наблюдений следует представлять на отдельных карточках. В них заносятся сведения по всем отмеченным формам поведения на земле и в момент стартового взлета. Определяется направленность перемещений птиц относительно стран света. Наблюдения фиксируются во времени по отношению к моменту местного захода (восхода) солнца.

Стартующих непосредственно вблизи наблюдателя птиц прослеживают в бинокль до пределов видимости. Отмечают начальное направление (в точке взлета), конечное (в точке исчезновения), примерное расстояние, на котором прослежена птица, а также высоту полета в момент исчезновения из поля зрения на-

Таблица 4

Интенсивность вечернего старта певчего дрозда (Turdus philomelos)

Наблюдатель ______________________________

Место наблюдений______________________________

Показатели		Дата наблюдений		
		май 1971		
		11	12	13
Время местного захода солнца				
Продолжительность наблюдений				
Сроки старта				
Отмечено визуально	дальность обнаружения			
	количество птиц			
	численность на стандартную площадь			
Отмечено по крикам	дальность обнаружения			
	количество птиц			
	численность на стандартную площадь			
Всего	количество птиц			
	численность на стандартную площадь			

блюдателя. Особенности траекторий стартовых полетов птиц желательно схематически изображать на рисунках в соответствующем масштабе. Особо отмечается характер группового поведения (например, старт плотной группой).

При определении количества стартующих птиц используются предварительно установленные дальности обнаружения особей данного вида визуально и по голосам (в последнем случае при трех скоростях ветра 1—3 м/с, 4—6, 7—12). Эти показатели (для каждого наблюдателя отдельно) позволяют производить перерасчеты на стандартные площади. Интенсивность старта выражается числом птиц данного вида, начавших ночной полет с площади круга диаметром 1 км (или участка побережья протяженностью в 1 км). Итоговые данные желательно представлять в форме сводной таблицы (табл. 4).

Поскольку стартовое поведение приурочено к такому уровню освещенности, при котором птиц еще можно рассмотреть в бинокль, то эти наблюдения позволяют более точно установить видовой состав ночных мигрантов. Этим способом удается определить виды, которые по силуэтам часто не различимы и не издают сигналов (например, многие виды семейства Sylviidae). Кроме того, они помогают количественно оценить интенсивность миграции в начальной стадии полета и исследовать само явление старта.

Метод наблюдений за приземлением ночных мигрантов основан на визуальной и акустической регистрации мигрантов. Посадка птиц может быть отмечена по характерным голосовым реакциям, издаваемым до, в момент приземления и сразу после него. Во многих случаях приземление отмечается визуально, так как большинство птиц прекращает ночной полет при таком уровне освещенности, когда силуэты их различимы невооруженным глазом.

Наблюдения проводят на постоянном пункте, обычно там же, где наблюдают ночную миграцию другими методами. Они начинаются за 3,5—2,0 часа до восхода солнца и ведутся до его появления над горизонтом.

Наблюдателем отмечаются: вид приземлившейся птицы и число особей; каким способом (визуально или на слух) зарегистрирована посадка; характер поведения мигрантов в момент приземления, включая особенности звуковой сигнализации; время посадки относительно момента местного восхода солнца; примерное расстояние до приземлившейся птицы. Специальное внимание уделяется послепосадочному поведению мигрантов.

При количественных оценках интенсивности приземления общее число птиц, осевших в зоне слышимости (видимости) наблюдателя, пересчитывается на стандартную площадь (площадь круга диаметром 1 км). Пересчет проводится по установленным отдельно для каждого наблюдателя средним дальностям обна-

ружения птиц визуально и по голосам при трех различных скоростях ветра. Данные наблюдений представляются по следующему образцу (табл. 5).

Исследования на территории Ленинградской области показали, что приземление мигрантов может происходить в разное время ночи. При неблагоприятных ветровых условиях часть птиц оседает сразу же после старта. В темное время суток птицы приземляются около жилых зданий, освещенных дорог, железнодорожных платформ и т. д. обычно на открытых, лишенных ра-

Таблица 5

Интенсивность приземления зорянки (Erithacus rubecula)

Наблюдатель ____________________

Место наблюдений ____________________

Показатели		Дата наблюдений апрель 1971 25	26	27
Время местного восхода солнца				
Продолжительность наблюдений				
Сроки приземления				
Отмечено визуально	дальность обнаружения			
	количество птиц			
	численность на стандартную площадь			
Отмечено по крикам «ТЭК»	дальность обнаружения			
	количество птиц			
	численность на стандартную площадь			
Отмечено по крикам «ТТИ»	дальность обнаружения			
	количество птиц			
	численность на стандартную площадь			
Всего приземлилось	количество птиц			
	[illegible]			

ствительности местах, оставаясь там до определенного уровня освещенности.

Если наблюдения не проводятся в течение всей ночи, то, придя на пункт за 3,5—2,0 часа до восхода солнца, следует тщательно осмотреть учетную площадь с целью выявления уже приземлившихся птиц, которые довольно легко обнаруживаются.

Некоторые виды птиц, например лесной конек (Anthus trivialis), вьюрок (Fringilla montifringilla), зяблик (Fringilla coelebs), лесная завирушка (Prunella modularis) и другие, иногда переходят на дневную активность после ночного полета без промежуточного приземления. В период утренних сумерек у этих общественных ночных мигрантов наблюдается лишь резкое учащение сигнализации в полете, что способствует образованию дневных стай (К. В. Большаков, 1974). Однако в других случаях все особи этих видов приземляются и начинают дневную активность лишь спустя определенное время.

Дополнительные сложности возникают при расположении наблюдательных пунктов в районе побережий крупных водоемов. Процесс приземления в этих местах сильно растягивается, что затрудняет наблюдения.

Кроме решения вопросов, связанных с ночным ритмом миграционной активности и его регуляцией, специальные наблюдения за приземлением позволяют: уточнить видовой состав ночных мигрантов; количественно оценить интенсивность ночного пролета в его конечной фазе; исследовать социальное поведение многих видов птиц.

Метод учетов ночных мигрантов на контрольной площадке является важным дополнением к непосредственным наблюдениям за стартом и приземлением птиц.

Контрольная площадка закладывается непосредственно в районе наблюдательного пункта и по площади не превышает 0,5 км^2. Наиболее удобными являются открытые участки, поросшие отдельными деревьями и группами кустов.

Учеты птиц с целью их максимально полного выявления проводят путем тщательного осмотра площадки два раза (при наблюдениях в течение всей ночи): вечером — после окончания стартовой активности и утром — после завершения приземления. При выборочных наблюдениях необходим третий, дополнительный учет за 3,5—2,0 часа до восхода солнца.

При проведении учетов следует помнить, что птицы, устроившиеся на ночлег, обычно забираются в гущу кустов или забиваются в траву. Приземлившиеся мигранты при определенном уровне освещенности также перебираются в кусты, где и находятся до начала дневной активности. В это время они очень вялые и обычно сидят нахохлившись среди ветвей, так что обнаружить их очень трудно. По этим причинам учет лучше всего проводить резким встряхиванием кустов и деревьев.

Данные учетов сводятся в таблицы по образцу (табл. 6). При вечерних и ночных регистрациях обязательно отмечается, осталась ли птица на площадке или же переместилась в другое место.

Таблица 6

Учеты бекаса (Gallinago gallinago) на контрольной площадке

Наблюдатель ______________________________

Место наблюдений ______________________________

Размеры учетной площади ______________________________

Показатели		Дата наблюдений		
		сентябрь 1971		
		26	27	28
Вечерний учет	сроки учета			
	отмечено особей			
	число оставшихся на контрольной площадке			
Ночной учет	сроки учета			
	отмечено особей			
	число оставшихся на контрольной площадке			
Утренний учет	сроки учета			
	отмечено особей			

Отлов ночных мигрантов большими ловушками Рыбачинского типа или стационарно установленными паутинными сетями крайне желательно проводить непосредственно на учетной площадке. На полевом стационаре Ленинградского университета в Гумбарицах на площадке функционировали в разное время 3 или 4 больших ловушки. Здесь же проводились наблюдения за стартом и приземлением птиц, велись регистрация звуковых сигналов и наблюдения на фоне диска луны. Факт ночной миграции отловленных птиц всегда был, таким образом, строго доказан. Наблюдатель имел возможность специально «загонять» в ловушки нужных птиц. Многие мигранты ловились непосредственно в момент приземления. Во время утренних и вечерних сумерек осмотры ловушек проводятся не реже чем через 10—15 минут. Птицы, постоянно держащиеся в районе учетной площади, легко выявляются повторными отловами. Наличие колец и индивидуальной окраски строго доказывает факт их стационарного пребывания. У отловленных птиц проводится определение пола и

возраста, анализируется физиологическое состояние (жирность, вес, стадия линьки, степень половой активности) по известным методикам (Т. И. Блюменталь, В. Р. Дольник, 1962; Люлеева, 1965; Носков, Гагинская, 1972; Гагинская, Рымкевич, 1973). Нужно подчеркнуть, что после начала дневной активности у определенного вида данные отловов ловушками уже неправомерно связывать с ночными перемещениями. В это время могут отлавливаться и особи, не проявлявшие в данную ночь миграционной активности.

Существенную пользу при изучении ночных перелетов отдельных видов птиц, по-видимому, может дать **метод наблюдений с использованием телескопа в луче прожектора (или сейлометра)**, уже примененный в ряде исследований (Gauthreaux, 1969, 1970, 1971; Gauthreaux, Able, 1970; Herbard, 1971; Alerstam et al., 1973). В отличие от наблюдений на фоне диска луны он может применяться в любое время ночи, сезона миграции и в облачную погоду.

Сведения о видовом, половом и возрастном составе ночных мигрантов, а также данные о сроках и динамике ночного пролета отдельных видов могут дать **наблюдения за ночной миграцией у маяков и анализ птиц, разбившихся ночью о различные высотные сооружения** (Hansen, 1954; Tordoff et al., 1956; Brever, Ellis, 1958; Odum, 1960; Graber, Graber, 1962; Hussell, 1969; Niles et al., 1969 и др.).

Наконец, как дополнение к изложенному комплексу методов могут применяться различные формы **дневных маршрутных учетов.** Иногда они позволяют количественно оценить интенсивность ночных перемещений у отдельных видов птиц.

В заключение следует указать, что практически все так называемые «ночные мигранты» часто перемещаются и в светлое время суток. Более того, в определенных фазах сезонных миграций и в отдельных частях ареала они могут лететь только (!) днем. Таким образом, степень выраженности ночной миграции отдельных видов птиц может быть выявлена лишь при исследовании всего суточного ритма их активности, в течение всего сезона перемещений, на пространстве всего ареала вида.

ЛИТЕРАТУРА

Блюменталь Т. И., Дольник В. Р. Оценка энергетических показателей птиц в полевых условиях.— «Орнитология», 1962, т. 4, с. 394—407

Большаков К. В. К методике изучения ночной миграции птиц по результатам наблюдений в Ленинградской области.— В сб.: Материалы VII Прибалтийской орнитологической конференции. Рига, «Зинатне», 1970, с 62—65.

Большаков К. В. О звуковой сигнализации птиц во время ночной миграции — В сб. Тезисы докладов VIII Прибалтийской орнитологической конференции Таллин, 1972, с. 31—33.

Большаков К. В. Социальное поведение птиц при ночной миграции — В сб.: Материалы конференции по изучению миграций и охраны птиц Балтийского бассейна Тарту, 1974, с. 8—10.

Большаков К. В., Резвый С. П. Влияние облачности и ветра на ночную миграцию птиц.— В сб.: Анализаторные системы и ориентационное поведение птиц. М., 1971, с. 42—44.

Большаков К. В., Резвый С. П. Предстартовое и стартовое поведение некоторых видов птиц с ночным ритмом миграционной активности — В сб: Тезисы докладов VIII Прибалтийской орнитологической конференции. Таллин, 1972, с. 22—24

Большаков К. В., Резвый С. П. Методы количественной оценки миграций птиц.— В сб.: Материалы конференции по изучению миграций и охраны птиц Балтийского бассейна. Тарту, 1974, с. 10—11

Гагинская А. Р., Рымкевич Т. А. Методические указания к прижизненной обработке птицы — В сб: Материалы V заседания Межсекционной рабочей группы по проблеме «Исследование продуктивности вида в пределах ареала». Вильнюс, 1973, с. 155—166.

Люлеева Д. С. О наседном пятне у самок воробьиных птиц — В сб: Новости орнитологии Тезисы. Алма-Ата, 1965, с 224—226

Мальчевский А. С. О типах звукового общения наземных позвоночных на примере птиц.— В сб.: Рефераты докладов I Всесоюзного совещания по экологическим и эволюционным аспектам поведения животных. М., 1972, с 138—139.

Носков Г. А., Гагинская А. Р. К методике описания состояния линьки у птиц — «Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц», Тарту, 1972, т. 7, с. 154—163.

Alerstam T. Nocturnal bird migration in Skane, Sweden, as recorded by radar in autumn 1971 —"Ornis Scand", 1972, 3, 141—151.

Alerstam T., A. Lingren, S. G. Nilson, S. Ulfstrand. Nocturnal passerine migration and cold front passages in autumn — a combined radar and field study.—"Ornis Scand", 1973, 4, 103—111.

Ball S. C. Fall migration on the Gaspe peninsula.—"Peabody Mus. Nat. Hist. Bull", 1952, 211.

Bellrose F. S. Radar studies of waterfowl migration.—"Trans. N. Am. Wildl. and Nat. Resources Conf", 1964, 29, 128—140.

Brever R., Ellis J. A. An analysis of migrating birds killed at television tower in east-central Illinois. September 1955, May 1957.—"Auk", 1958, 75, 4, 400—414.

Casement M. B. Migration across the Mediterranean observed by radar.—"Ibis", 1966, 108, 4, 461—491.

Drury W. H., Nisbet I. C. T., Richardson R. E. The migration of "angels".—"Nat. History", 1961, 70, 8, 10—17.

Drury W. H. Jr., Keith J. A. Radar studies of songbird migration in coastal New England.—"Ibis", 1962, 104, 4, 449—489.

Drury W. H. Jr., Nisbet I. C. T. Radar studies of orientation of songbirds migrants in south-eastern New England.—"Bird—Band", 1964, 35, 2, 69—119.

Evans P. R. Autumn movements and orientation of waders in northern Scotland, studied by radar.—"Bird Study", 1968. 15, 2, 53—64.

Gauthreaux S. A. Jr. A portable ceilometer technique for studying low level nocturnal migration.—"Bird—Band", 1969, 40, 4, 309—320.

Gauthreaux S. A. Jr. Weather radar quantification of bird migration.—"Bio— Science", 1970, 20, 1, 70

Gauthreaux S. A. Jr. A radar and direct visual study of "passerine spring migration in southern Lousiana.—"Auk", 1971, 88, 2, 343—365.

Gauthreaux S. A. Jr., Able K. P. Wind and direction songbird migration — "Nature", 1970, 228, 5270, 476—477.

Graben R. R., Graber J. W. Weignt charakteristics of birds killed on nocturnal migration.—"Wilson Bull", 1962, 77, 74—88.

Hansen L. Birds killed at lights in Denmark in 1886—1939.—"Videnskab. Meddeleiser", Kobenhavn, 1954, 116, 269—368.

Herbard J. J. The nightly initiation of passerine migration in spring: a direct visual study.—"Ibis", 1971, 113, 1, 8—18.

Hussell D. J. T. Weight loss of birds during nocturnal migration.—"Auk", 1969, 86, 1, 75—83.

Lack D. Migration across the southern North Sea studied by radar. Part 4. Autumn.—"Ibis", 1962, 105, 1, 1—54.

Lack D., Parslow J. L. F. Fall of night migrants on the English east coast in autumns 1960 and 1961.—"Bird Migration", 1962, 2, 187—201.

Lowery G. H. A quantitative study of nocturnal migration of birds —"Univ. Kansas Publ Mus. Nar. Hist.", 1951, 3, 361—472.

Lowery G. H. J., Newman R. J. Direct studies of nocturnal bird migration.— "Recent Studies in Avian Biology", Univ. Illinois Press, 1955, 238—263.

Niles D. M., Rohver S. A., Jackson J. A., Robins J. D. An observation of midwinter nocturnal movements and tower mortality of tree sparrows.— "Bird—Band.", 1969, 40, 4, 322—323.

Nisbet I. C. T. Calculation of flight directions of birds observed crossing the face of the moon.—"Wilson Bull.", 1959, 71, 237—243.

Nisbet I. C. T. Studying migration by moon-watching.—"Bird Migration", 1961, 2, 38—42.

Nisbet I. C. T. Quantitative study of migration with 23-centimetre radar.— "Ibis", 1963, 105, 4, 4356—460.

Nisbet I. C. T., Drury W. H. Jr. Short-term effects of weather on bird migration: a field study using multivariate statistics.—"Animal Behavior", 1969, 16, 4, 496—530.

Odum E. P. Lipid deposition in nocturnal migrant birds.— In: Pr. XIIth Int. Ornith. Congr. Helsinki, 1960. 536—576.

Parslow J. E. F. Immigration of night-migrants into southern England in spring 1962.—"Bird Migration", 1962, 2, 3, 160—175.

Parslow J. E. F. The migration of passerine night migrant across the English Channel, studied by radar.—"Ibis", 1969, 111, 1, 48—79.

Rense W. A. Astronomy and ornithology.—"Popular Astronomy", 1946, 54, 55—73.

Rense W. A. Some notes on the astronomical method of studying bird migration.—"Popular Astronomy", 1950, 55, 287—294.

Tordoff H., Harrison B., Mengel R. M. Studies of birds killed in nocturnal migration.—"Univ. kansas Publ. Mus. Nat. Hist.", 1956, 10, 1—44.

Wolf H. Vogelzugbeobachtungen von der Mondscheibe Herbst 1966.—"Nachrichtenbl. verein. Sternfreunde", 1967, 16, 1—3, 4—6.

УДК 591.526

ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ПОПУЛЯЦИЙ ПТИЦ

В. А. ПАЕВСКИЙ

Биологическая станция Зоологического института АН СССР, Рыбачий

Одна из насущных проблем динамики численности животных — определение регуляторных механизмов, поддерживающих оптимальный размер популяций в конкретных условиях среды. Практической задачей может быть предсказание изменений численности популяций в результате вариаций в демографических параметрах, вызванных условиями среды, включая деятельность человека.

Техника сбора данных для определения демографических параметров у птиц в ряде случаев существенно отличается от таковой у других групп животных. Преимущества работы с птицами заключаются прежде всего в существовании традиционного и хорошо разработанного способа индивидуального мечения — кольцевание и различные варианты цветного мечения. Возможность непосредственного наблюдения за мечеными особями в природе также весьма облегчает работу. Однако специфика птиц создает ряд серьезных, иногда непреодолимых затруднений: невозможность определения пола птенцов при их кольцевании; трудность определения возраста, а часто и пола у птиц после постювенальной и послебрачной линьки; зависимость количества находок меченых птиц от пролетных путей и мест зимовок мигрантов; сложность учета дальней дисперсии молодых особей.

Плодовитость и смертность особей естественных популяций птиц могут быть в основном охарактеризованы при помощи следующих демографических параметров: число яиц в полной кладке, количество выводков за сезон, успешность гнездования (выживаемость яиц и птенцов), смертность молодых птиц после вылета из гнезд до начала размножения, возраст впервые размножающихся птиц, смертность взрослых птиц.

Способ определения некоторых из этих параметров, особенно размера кладки и успешности гнездования, достаточно прост и при обычном стационарном исследовании дает вполне достоверные цифры. Единственная сложность — гарантия полноты найденных кладок, что может быть достигнуто лишь регулярным осмотром одних и тех же гнезд со времени начала откладки яиц. Таким же способом определяют в дальнейшем и долю погибших яиц и птенцов в течение всего сезона размножения. Выживае-

мость птенцов на момент их вылета из гнезд выражают обычно в процентах от числа отложенных яиц или количества вылупившихся птенцов (D. Lack, 1954).

Количество выводков за сезон — величина, часто переоцениваемая исследователями. Трудность ее определения связана с отсутствием критерия того, является ли найденная кладка или выводок нормальным вторым выводком или же повторным после разорения предыдущих. Не будет преувеличением утверждать, что в любой природной популяции невозможно точно оценить количество предпринятых попыток размножения. В связи с этим продуктивность популяции часто определяют косвенными расчетами, исходя из известных показателей размножения для вида в целом. Весьма приблизительное количество гнездований в течение сезона можно получить, разделив продолжительность сезона на время, требуемое для одного успешного гнездования. Для более точных расчетов необходимо предварительно определить среднюю продолжительность гнездования одной пары (R. Ricklefs, 1973):

$$T_{\text{ср.}} = P(T + r_s) + Q(T_f + r_f), \qquad (1)$$

где $T_{\text{ср.}}$ — искомая продолжительность, P — доля успешных гнездований, $Q = 1 - P$, T — время (дни), требуемое на успешное гнездование, от строительства гнезда до вылета птенцов, T_f — среднее время от начала строительства гнезда до его разорения, r_s и r_f — время перед началом нового гнездования после успешного и (соответственно) неуспешного гнездования. Предположим, в популяции определены следующие параметры: $P = 0{,}4$, $T = 35$, $T_f = 10$, $r_s = 12$, $r_f = 5$. По формуле (1) получаем $T_{\text{ср.}} = 27{,}8$ дня. Пусть общая продолжительность подходящих условий для гнездования изучаемой популяции будет равна 80 дням. Тогда среднее количество гнездований одной пары (R. Ricklefs, 1973) в нашем случае равно $\frac{80 - 35}{27{,}8} + 1 = 2{,}6$, но поскольку $P = 0{,}4$, успешных гнездований было только 1,04. Если при этом средний размер кладки 5,0 яиц, а средний размер выводка при выкармливании 4,0 птенца, то каждая самка в течение сезона может в среднем отложить до 13,0 яиц и выкормить 4,1 птенца.

Общую продуктивность популяции можно оценивать и путем определения соотношения молодых и взрослых птиц в конце периода размножения (например, на основе данных отлова). Однако при этом всегда есть риск переоценить плодовитость, так как часть взрослых особей погибает в течение сезона размножения, и, даже зная общую величину ежегодной смертности взрослых, очень часто мы не можем сказать, насколько она постоянна в течение года.

Возраст, в котором птицы впервые приступают к размножению, имеет большое значение при оценке потенциала роста популяции. Возраст первого размножения тесно связан с величи-

ной ежегодной смертности взрослых особей, поскольку первое размножение в более зрелом возрасте должно ограничивать поступление молодых в популяцию на уровне, совместимом с потерями. Как правило, возраст первого размножения достаточно определенный видовой признак, хотя все же имеются не только межпопуляционные, но и внутрипопуляционные отличия. В частности, у многих видов самки приступают к размножению в более молодом возрасте, нежели самцы. В связи с тем, что ряд видов, в особенности крупные хищники и морские птицы, достигают половозрелости лишь на 5—10-й год после рождения, у них есть большое количество (до 20%) неразмножающихся особей, обычно трудно наблюдаемых и часто ведущих кочевую жизнь вдали от родины. Это может создавать серьезные осложнения при некоторых расчетах, поэтому всегда необходимо учитывать хотя бы общеизвестные для вида сроки достижения половозрелости.

Величина смертности особей какого-либо определенного возраста исчисляется отношением количества погибших в этом возрасте к количеству живых особей того же возраста в начале временного периода, принимаемого за единицу возраста. Другими словами, вероятностью смерти, или просто смертностью, для возраста x называется число m_x (или q_x), показывающее, какая часть особей, доживших до данного возраста x, умирает не достигнув следующего возраста $(x+1)$:

$$m_x = \frac{d_x}{l_x}, \qquad (2)$$

где d_x — количество умерших, l_x — количество живых особей возраста x. Указанные обозначения, общепринятые в медицинской демографии, также часто употребляются и зоологами.

Средняя ежегодная смертность взрослых птиц — основной демографический параметр. От точности его определения зависит правильность оценки некоторых других показателей и общее представление о потенциале роста популяции. Среднюю ежегодную смертность обозначают обычно буквой m или M, а обратную ей величину $(1-m)$ — выживаемость — буквой s или S. В таблицах смертность выражают или в долях из расчета на 1000 доживающих особей, или в процентах. Среднюю ежегодную смертность взрослых особей оказалось возможным изучить наиболее точно именно у птиц, так как смертность у многих видов птиц после первого (у некоторых — после второго) года жизни почти не изменяется с возрастом. Это было впервые обнаружено Найс (Nice, 1937; цит. по: D. Farner, 1955) и впоследствии обобщено для воробьиных, куриных, ржанкообразных и некоторых других групп в большинстве обзоров по способам изучения смертности птиц (E. Deevey, 1947; J. Hickey, 1952; D. Lack, 1954, 1966; D. Farner, 1955; J. Haldane, 1955; R. Ricklefs, 1973; В. А. Паевский, 1974).

Существуют три основных способа определения ежегодной смертности взрослых птиц. Один из них — вычисление соотношения первогодков и более старых птиц в начале размножения (например, путем отлова), поскольку в стабильной популяции доля впервые размножающихся птиц должна быть равна доле годовой смертности взрослых. Так, если установлено, что, например, 40% птиц, начавших гнездование, приступили к нему впервые, можно с известной осторожностью считать годовую смертность взрослых птиц равной 40%. Использование этого способа предполагает возможность распознавания первогодков по внешним признакам. Достоверность полученной величины смертности будет выше при анализе результатов исследований за несколько лет и учете ежегодных вариаций.

Два других способа определения смертности взрослых птиц основаны только на индивидуальном мечении — кольцевании. В одном случае проводят учет выживания путем отлова или наблюдения за ежегодно возвращающимися особями в гнездовой микрорайон, в другом — для вычисления смертности пользуются сообщениями о находках погибших окольцованных птиц. В обоих случаях наиболее точные данные о выживаемости могут быть получены на особях, метившихся в птенцовом возрасте, так как при этом исключается ошибка в его определении. Однако этот способ малоэффективен, ибо находки взрослых птиц редко превышают 1—5% от числа окольцованных птенцов (в особенности у воробьиных), поэтому часто используют сведения о птицах, при кольцевании которых точный возраст был неизвестен.

По результатам кольцевания обычно составляют специальные таблицы — таблицы смертности (в английском варианте — life tables). Таблицы смертности (динамические или горизонтальные) могут составляться по данным группы особей, начавших жить вместе, или по материалам, полученным в течение ограниченного периода наблюдений, где первичные данные представляют собой запись возрастной структуры популяции на определенный короткий период (так называемые вертикальные таблицы — «time-specific»). Для птиц чаще всего употребляют составные таблицы с данным по особям, появившимся на свет в разные сезоны размножения, считая их членами одной и той же годовой группы. Такие таблицы можно составлять и для особей неизвестного в момент кольцевания точного возраста, что при большом количестве данных может принести удовлетворительные результаты. Конструкция таблиц и количество параметров в них могут быть разными. В наиболее полные таблицы авторы иногда включают не только повозрастные данные о количестве погибших и живых особей, но и повозрастные величины плодовитости на основе размера и доли самок разного возраста. В этом случае таблицы базируются только на статистике самок; это полезно при изучении полигамных видов, а также при весьма

различной степени выживания особей различного пола. Очень часто смертность и выживаемость представлены в таблицах как фракции от теоретической когорты в 1000 особей. Однако для диких животных и для птиц в частности вполне уместно пользоваться процентным выражением.

На примере определения смертности взрослых зябликов Куршской косы (В. А. Паевский, Н. В. Виноградова, 1974) покажем, как составляются таблицы смертности в наиболее простом случае (таблица). Десятилетие кольцевания и отлова в одном и том же месте дали 2855 повторных поимок 1235 окольцованных ранее зябликов. Поскольку взрослые зяблики гнездятся из года в год в одном и том же микрорайоне, их ежегодная выживаемость определялась отношением количества вернувшихся в последующие годы к количеству живых в начале года. Если в качестве единицы возраста принять год, то необходимо исключить повторные отловы в один и тот же год, которых было 462. Из оставшихся 2393 повторных поимок 1208 особей были пойманы в возрасте 1 года, 558 — в возрасте 2 лет, 302 — в возрасте 3 лет и т. д., что записывается в графу l_x и представляет, по сути дела, возрастную структуру популяции. Если какие-то особи ловятся

Таблица

Таблица смертности популяции зябликов

Возраст, лет (x)	Количество живых (l_x)	Возрастная структура, % (l_x)	Количество погибших (d_x)	Смертность (m_x)	Средняя ожидаемая продолжительность дальнейшей жизни (e_x)
1	1208	50,5±1,0	650	0,538	1,48
2	558	23,3±0,8	256	0,458	1,62
3	302	12,6±0,7	144	0,477	1,57
4	158	6.6±0,5	73	0,462	1,56
5	85	3.5±0,4	36	0,423	1,46
6	49	2,1±0,3	23	0,469	1,17
7	26	1,1±0,2	22	0,788	0,50
8	4	0,2±0,1	2		
9	2	0,1±0,06	1		
10	1		(1)		
Всего	2393	100,0	1208	0,505	1,48

не каждый год, в расчетах они должны фигурировать ежегодно: так, например, если птица была поймана лишь на 3 и 5 год после кольцевания, она записывается в графу особей возраста 5 лет, и, следовательно, учитывается в общем количестве птиц каждого возраста от 1 до 5 лет. Особи, не обнаруженные в течение всех

лет исследования, считаются погибшими, их повозрастное количество записывается в графу d_x; так, например, в возрасте одного года погибло 1208—558=650 особей, а в возрасте двух лет — 558—302=256 особей и т. д. Смертность птиц каждого возраста, определяемая по формуле (2), будет $\frac{650}{1208}$ =0,538, или 53,8% для первогодков (от 1-го до 2-х лет), $\frac{256}{558}$ =0,458, или 45,8% для птиц в возрасте 2-х лет (от 2 до 3-х лет) и т. д. Средняя ежегодная смертность равна $\frac{1208}{2393}$ =0,505, или 50,5%.

В том случае, когда определение смертности производится по данным сообщений о находках погибших окольцованных птиц, процедура сводится к сходным действиям. Предположим, из 1208 птиц, обнаруженных где-либо мертвыми, 650 было в возрасте одного года, 256 — в возрасте двух лет и т. д. Записывая это в графу d_x, одновременно подразумеваем, что все они были живы при кольцевании (1208 в первый год), что 558 были живы во второй год (1208—650) и т. д. После этого смертность птиц каждого возраста определяется так же, как и в предыдущем случае. Однако для вычисления средней ежегодной смертности (m) нет необходимости проделывать все эти операции, достаточно воспользоваться формулой

$$m = \frac{d_1 + d_2 + d_3 \cdots d_n}{d_1 + 2d_2 + 3d_3 \cdots nd_n} = \frac{\Sigma\, d_x}{\Sigma\, xd_x}, \qquad (3)$$

где d_1, d_2, $d_3 \ldots d_n$ — количество особей, погибших в первый, второй, третий и т. д. год взрослой жизни.

Стандартное отклонение (σ) величины смертности для вычисления ошибки определяют так:

$$\sigma = m \sqrt{\frac{1-m}{\Sigma\, d_x}}. \qquad (4)$$

Средняя продолжительность жизни особей в популяции может быть выражена как средний возраст, достигнутый ими в момент смерти. Точное вычисление среднего возраста предполагает знание даты вылупления каждой особи, что в подавляющем большинстве случаев невозможно, и средний возраст исчисляют в годах. Однако наиболее часто определяют среднюю ожидаемую продолжительность дальнейшей жизни особей данного возраста (e_x). Эта величина обратна величине смертности после данного возраста с вычетом половины года, поскольку особи умирают в течение возрастного интервала. Так, в нашем примере e_x для особей в возрасте от 1 до 2 лет равна $\frac{2393}{1208}$ —0,5=1,48 года; для особей в возрасте от 2 до 3 лет $\frac{2393-1208}{558}$ —0,5=1,62; после треть-

его года $\frac{2393-(1208+558)}{302}-0,5=1,57$ и т. д., что можно выразить в виде формулы (R. Ricklefs, 1973)

$$e_x=\frac{\sum\limits_x l_x}{l_x}-0,5. \qquad (5)$$

Для выяснения общей средней ожидаемой продолжительности жизни всех особей изучаемой группы можно воспользоваться более простой формулой

$$e_x=\frac{2-m}{2m}, \qquad (6)$$

где m — средняя ежегодная смертность взрослых птиц. Так, в нашем случае при $m=0,505$ $e_x=1,48$, что равно e_x в возрасте одного года.

Степень достоверности всех величин, получаемых описанными выше способами, зависит от множества факторов, иногда очень трудно контролируемых. Если, например, данные по птицам разного пола не обрабатываются отдельно, нужно иметь представление о приблизительном численном соотношении полов и о наличии избирательной смертности птиц определенного пола. Достоверность цифр смертности может зависеть и от обстоятельств обнаружения окольцованных птиц. У промысловых видов, а также у многих хищников, для которых охота человека — одна из основных причин гибели, смертность по данным об убитых и о найденных мертвыми особях может значительно различаться. В связи с этим необходимо в каждом конкретном случае провести доступный предварительный анализ имеющейся информации о гибели птиц. Снашиваемость и последующая потеря колец — тоже очень важный фактор, влияющий на достоверность определения смертности. Особое значение он имеет у околоводных птиц и видов, гнездящихся в норах. В этом случае делают специальные перерасчеты полученных величин, но для этого предварительно нужно установить степень снашиваемости и потери колец. Кольца же подавляющего большинства воробьиных, хищных и многих других групп снашиваются очень медленно.

Существенное значение при использовании результатов кольцевания имеет статистическая оценка эффективности обследования. Получаемое на основе стационарных исследований представление о приблизительной стабильности популяции в течение ряда лет не всегда избавляет от необходимости оценки различий эмпирического распределения данных от теоретического. Последнее особенно необходимо при определении демографических показателей пролетных птиц по результатам их кольцевания. В частности, если величина смертности получена по немногочисленным данным находок погибших птиц, нужно выяснить степень ста-

бильности ежегодной смертности, что можно сделать с помощью критерия Пирсона χ^2. Поэтому для каждого возрастного класса определяется теоретически ожидаемое значение смертности (εd_x) по формуле

$$\varepsilon d_x = S^{x-1} m \Sigma d_x, \qquad (7)$$

где Σd_x — общее количество найденных погибших птиц, m — средняя ежегодная смертность, S — выживаемость $(1-m)$. Затем определяется χ^2

$$\chi^2 = \sum \frac{(d_x - \varepsilon d_x)^2}{\varepsilon d_x}. \qquad (8)$$

Оценка значимости полученной величины χ^2 производится по стандартным табличным значениям, имеющимся в любом руководстве по биометрии.

Основная возможность ошибочного определения смертности по результатам кольцевания заключается в использовании данных, которые по сути дела недостаточны, поскольку судьба большинства окольцованных особей нам неизвестна: они могут погибнуть, но не быть обнаруженными, или же (в случае наблюдения за ежегодно возвращающимися) могут быть живы, но не отмечены наблюдателем. Если для большинства воробьиных птиц срок между кольцеванием и обработкой данных может быть ограничен несколькими годами, то для долгоживущих птиц этот срок должен исчисляться десятилетиями, чтобы иметь уверенность в приблизительной достоверности результатов. Для сокращения этого срока некоторые исследователи применяли специальные поправки имеющихся данных. Так, Палудан (Paludan, 1951,— цит. по D. Farner, 1955) употребляет следующий способ

$$n_{cx} = \frac{n_{ax} \cdot n_b}{n_b - n_q}, \qquad (9)$$

где n_{cx} — корректированное количество находок колец в течение x-го года жизни, n_{ax} — действительное их количество, n_b — общее количество птиц, окольцованных в течение всего периода кольцевания, n_q — общее количество окольцованных птиц в течение лет, слишком поздних, чтобы особи достигли возрастной группы x. Вычисление поправок таким способом достаточно просто, однако при этом наблюдается прогрессирующее уменьшение достоверности данных у более старших возрастных групп. Более точный способ определения смертности долгоживущих птиц разработал И. Холдейн (J. Haldane, 1955). Этот способ базируется также на первоначальном вычислении теоретически ожидаемых количеств находок окольцованных птиц в течение каждого года жизни. Трудность метода заключается в большом объеме вычислений, а также в последовательном случайном выборе наугад начальных значений выживаемости для решения уравнения. Здесь нет возможности подробно изложить этот метод. Следует отметить,

что наиболее показательно он рассмотрен, расширен и использован на примере определения смертности чернозобика (P. Martin-Löf, 1961). Существуют и другие способы уменьшения возможной недооценки выживаемости долгоживущих птиц, все они основаны на методе максимума вероятности (G. Seber, 1970, 1972). Некоторые исследователи идут по более простому пути и при анализе демографических параметров применяют только вычисленные по формуле (7) теоретически ожидаемые количества находок колец, считая это достаточным.

Существует еще одна сложность, связанная с определением повозрастной смертности. Поскольку смертность молодых птиц, особенно в первые месяцы жизни, значительно выше смертности взрослых, то для определения последней необходим четко обоснованный выбор начальной даты, до которой находки колец с молодых особей не принимаются в расчет. Разные исследователи в зависимости от вида птиц и местных условий принимали различные начальные даты: 1 августа, 1 ноября, 1 января. Считалось, что у выживших к этому сроку молодых особей смертность в дальнейшем не превышает смертности всех остальных взрослых птиц. Другие орнитологи полагали, что демографические параметры нужно вычислять не в календарных годах, а в годах жизни птиц, поэтому начальной датой должно считаться начало весеннего размножения популяции. В настоящее время большинство исследователей, несмотря на специфику отдельных видов, производит расчет средней смертности взрослых по данным находок меченых особей, полученных после первого в их жизни 1 января.

Смертность молодых птиц в первый год жизни, от вылета из гнезд и до начала следующего сезона размножения (независимо от того, приступают ли они к размножению), оценить очень трудно. Теоретически здесь возможны 3 способа. Первый — это прямые наблюдения за судьбой особей после вылета из гнезд, что технически очень трудно, а в случае отлета птиц невозможно. Второй способ аналогичен определению смертности взрослых по данным находок колец, но за единицу возраста берется 1 месяц после чего приблизительно оценивается общая смертность молодых за весь период. Возможность таких расчетов определяется лишь достаточно большим количеством находок колец в течение того же года. Третий способ — косвенный и возможен только при обширных исследованиях гнездовой биологии. Если популяция стабильна, то выживаемость молодых птиц до начала следующего сезона размножения может быть получена делением величины смертности взрослых на количество слетков, приходящееся на особь родителей. Это можно выразить таким образом (по Паевскому, 1974, с изменениями):

$$S_0 = \frac{n_1 \cdot m}{n_2}, \qquad (10)$$

где S_0 — искомая выживаемость молодых; m — среднегодовая смертность взрослых; n_1 — количество птиц-родителей; n_2 — количество их птенцов, нормально покинувших гнездо. Если, например, из 80-и гнезд вылетело всего лишь 240 слетков, а смертность взрослых этой популяции равна 40%, то выживаемость молодых равна 0,26, то есть смертность 0,74, или 74%. В большинстве популяций птиц выживаемость молодых составляет обычно одну третью—одну четвертую от ежегодной выживаемости взрослых.

Определение выживаемости молодых очень осложняется в тех случаях, когда заведомо известно, что популяция на протяжении ряда лет изучения не имела стабильной численности. Некоторые последние исследования показали также, что степень смертности молодых птиц может зависеть от размера выводка и от возраста родителей. В таких случаях можно воспользоваться соотношением молодых и взрослых птиц, полученных, например, путем отлова. По Риклефсу (R. Ricklefs, 1973), разница между смертностью взрослых (m_a) и молодых (m_i) птиц в течение единицы временно́го периода равна

$$m_a - m_i = \frac{\log_e\left(\frac{R_t}{R_0}\right)}{T}, \qquad (11)$$

где T — период времени, например, количество месяцев; R_0 — соотношение молодых и взрослых в начале этого периода; R_t — в конце этого периода.

Следует еще раз подчеркнуть, что все трудоемкие способы исчисления смертности взрослых птиц необходимы лишь в том случае, когда от кольцевания до обработки данных проходит меньше времени, чем ожидаемый возраст птиц. Тем не менее для многих видов вполне достаточно, чтобы срок между последним из анализируемых лет кольцевания до обработки находок колец был равен примерно половине максимальной продолжительности жизни особей данного вида в природе. Тогда при достаточно большом количестве данных расчет по формуле (3) дает вполне реальные результаты. Приблизительная оценка достоверности полученной величины смертности может быть сделана простым сопоставлением продуктивности и смертности в популяции (особенно в тех случаях, когда проводятся исследования по биологии размножения). Если плодовитость, смертность и уровень численности в среднем постоянны, то размножение должно обеспечить хотя бы минимальное воспроизводство такой стабильной популяции. Требуемая степень воспроизводства популяции выражается средним количеством птенцов женского пола, произведенных одной взрослой самкой, и определяется отношением величины смертности взрослых птиц к величине выживания молодых

птиц до начала следующего сезона размножения. Если выживание в первый год взрослой жизни ниже, чем в последующие, то требуемое воспроизводство ($\overline{m}$) может быть выражено (C. Henny et al., 1970) следующим образом:

$$\overline{m} = \frac{1 - S}{S_0 - S_0 (S - S_1)}, \qquad (12)$$

где S — средняя ежегодная выживаемость взрослых; S_0 — выживаемость молодых в первый год; S_1 — выживаемость взрослых между первым и вторым сезонами размножения. Например, если $S_0 = 0{,}2$; $S_1 = 0{,}4$ и $S = 0{,}7$, то необходимо, чтобы каждая пара птиц произвела не менее 1,9 птенца женского пола, а при условии равного численного соотношения полов — 3,8 птенца без учета пола.

Как уже указывалось выше, таблицы смертности иногда базируются на статистике самок, хотя часто в этом нет необходимости. Определение средней ежегодной смертности может производиться отдельно для самок и самцов совершенно аналогичным способом. Среди взрослых птиц часто по численности преобладают самцы, что многие объясняют их бо́льшей выживаемостью. Однако для разных групп птиц получают весьма разное соотношение полов, и зависимости здесь могут быть сложнее, чем это кажется на первый взгляд. В частности, определение смертности по регистрации ежегодно возвращающихся на гнездование птиц может иметь неравноценную достоверность для самцов и самок, поскольку у некоторых видов на прежний гнездовой участок самок возвращается меньше, чем самцов. Следовательно, при каждом анализе данных необходимо тщательно учитывать все известные детали биологии изучаемой популяции

Потенциальная продолжительность жизни может быть определена только по данным содержания птиц в неволе при оптимальных для них условиях. Она часто в несколько раз превышает максимальную продолжительность жизни в естественных условиях, которая, в свою очередь, в несколько раз превышает среднюю продолжительность жизни (В. А. Паевский, 1974). В связи с этим в любой популяции имеется лишь ничтожное количество особей предельного для вида возраста. Сравним демографические параметры двух типов птиц: популяции полевого воробья под Варшавой (J. Pinowski, 1968) и популяции серого буревестника в Новой Зеландии (L. Richdale, 1963). Полевой воробей размножается впервые в возрасте около одного года, имеет 2—3 выводка в сезон со средней кладкой 5 яиц; средняя ежегодная смертность взрослых — 62%, а средняя ожидаемая продолжительность жизни — 1,1 года. Серый буревестник размножается впервые в возрасте 5—6 лет, имеет в кладке 1 яйцо; средняя еже-

годная смертность взрослых — 7 %, а средняя ожидаемая продолжительность жизни — 13,6 лет. Кривые выживания особей этих популяций (рис.) наглядно демонстрируют эти различия. У полевого воробья популяция почти полностью обновляется за 3 года, хотя некоторые отдельные особи живут до 5 лет (по данным кольцевания в другом месте известен даже один 10-летний полевой воробей). У серого буревестника основную массу размножающихся птиц составляют особи от 7 и, по-видимому, до 20 лет,

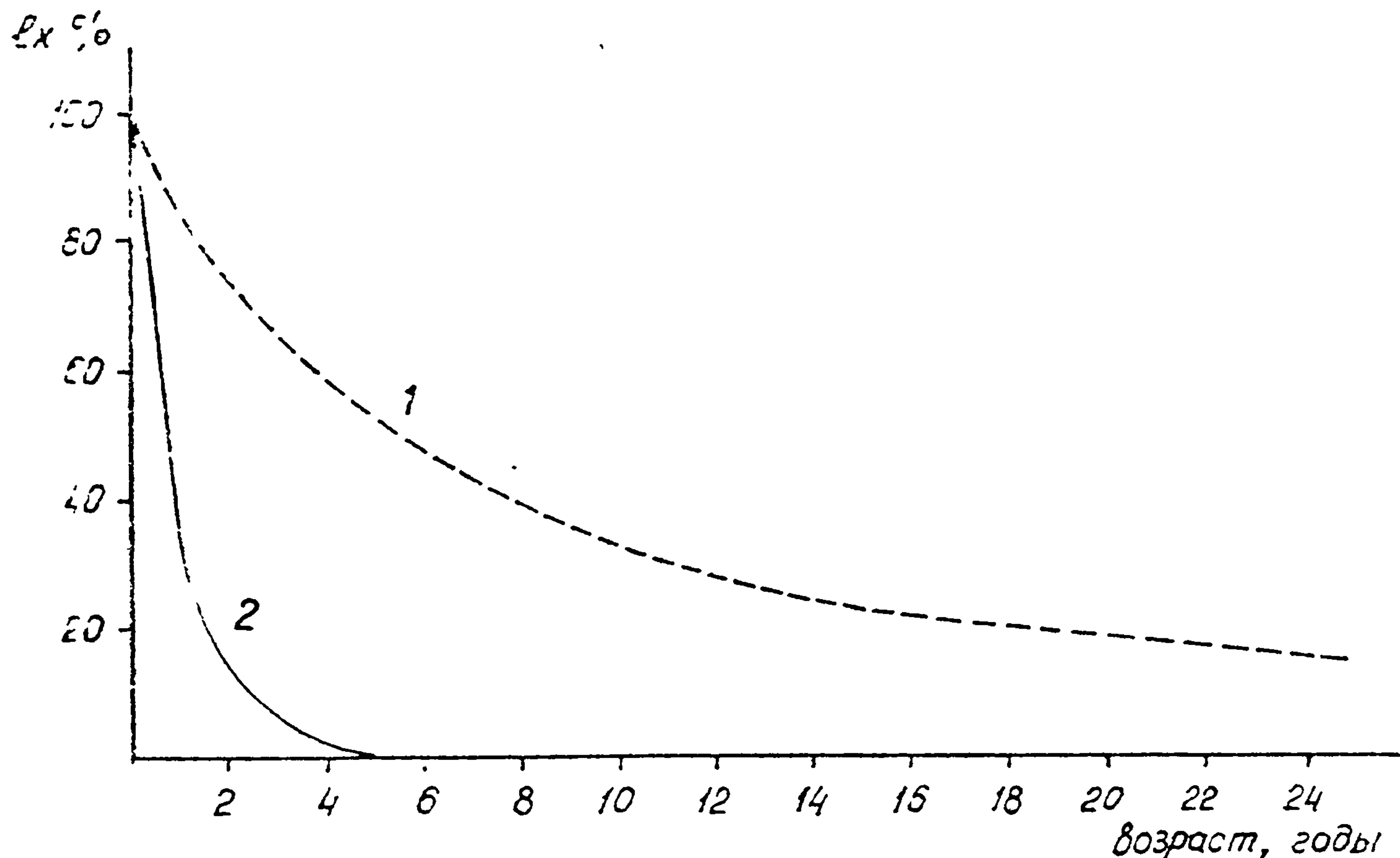


Рис. Выживание особей в популяциях серого буревестника (*1*) и полевого воробья (*2*)

а самым старым несомненно более 30 лет (у близкого вида, тонкоклювого буревестника, по данным кольцевания, известна одна птица в возрасте 30 лет).

Значительные различия демографических параметров у разных видов наблюдаются гораздо чаще, чем таковые у разных географических популяций одного вида. В ряде случаев сходные величины смертности присущи видам в пределах целого семейства и даже отряда (В. А. Паевский, 1974). Тем не менее имеющиеся внутривидовые географические отличия всех величин плодовитости и смертности могут служить указанием на разные локальные экологические условия размножения и зимовки, а иногда прямо указывать на фактор, снижающий численность какой-либо популяции. Экспериментально доказанная зависимость регуляции плотности от численности особей предотвращает популяции птиц от резких колебаний в размерах. В связи с этим при любом популяционном исследовании важно определить причины вариаций демографических параметров и способы, которыми популяция стабилизирует свое состояние.

6 Заказ № 6028

ЛИТЕРАТУРА

Паевский В. А. Продолжительность жизни и ежегодная смертность птиц — В кн: Исследования по биологии птиц Л, «Наука», 1974, т 55, с 142—185.

Паевский В. А., Виноградова Н. В. Биология гнездования и демография зяблика Куршской косы по десятилетним данным — В кн: Исследования по биологии птиц. Л., «Наука», 1974, т. 55, с. 186—206.

Deevey E. S. Life tables for natural populations of animals — "Quart. Rev. Biology", 1947, 22, 4, 283—314.

Farner D. S. Bird banding in the study of population dynamics.— In.: Recent studies in avian biology. Urbana, Univers. Illinois Press, 1955, 397—449

Haldane J. B. S. The calculation of mortality rates from ringing data.—"Acta XI Congr. Intern. Ornithol.", Basel—Stuttgart, 1955, 454—458.

Henny C. J., Overton W. S., Wight H. M. Determining parameters for populations by using structural models.—"Journ. Wildlife Manag", 1970, 34, 4, 690—703.

Hickey J. J. Survival studies of banded birds — "U. S. Dept. Inter. Spec. Sci. Rep. Wildlife", 1952, 15, 1—177.

Lack D. The natural regulation of animal numbers. Oxford, Clarendon Press, 1954, 343.

Lack D. Population studies of birds. Oxford, Clarendon Press, 1966, 341.

Martin-Löf P. Mortality rate calculations on ringed birds with special reference to the Dunlin (Calidris alpina).—"Arkiv f. Zool.", 1966, 13, 21, 483—491.

Pinowski J. Fecundity, mortality, numbers and biomass dynamics of a population of the tree sparrow *(Passer m. montanus* L*)* —"Ekol. Polska", 1968, 16, 1, 1—58.

Richdale L. E. Biology of the sooty shearwater, Puffinus griseus.—"Proc. Zool. Soc." London, 1963, 141, 1, 1—117.

Ricklefs R. E. Fecundity, mortality and avian demography.— In: "Breed. Biology of Birds". Washington, Nat. Acad. Sci., 1973, 366—447.

Seber G. A. F. Estimating time-specific survival and reporting rates for adult birds from band returns.—"Biometrika", 1970, 57, 2, 313—318.

Seber G. A. F. Estimating survival rates from bird-band returns.—"Journ. Wildlife Manag.", 1972, 36, 2, 405—413.

УДК 591.553

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ВИДА В БИОЦЕНОЗЕ

Н. А РАШКЕВИЧ

Чечено-Ингушский гос. университет, Грозный

Большое практическое и научное значение изучения биоценотических связей при оценке роли вида в биоценозе и его продуктивности не вызывает сомнения. Зная эти данные, мы можем правильно оценить значение вида в хозяйстве природы вообще и в данном биоценозе в частности. Изучая роль вида, учитывая его значение в общем энергетическом балансе биоценоза, познавая его экологические связи с другими членами сообщества, мы можем оценить его роль в переносе энергии из одной части биоценоза в другую. Изучение биоценотических связей является разносторонним исследованием, учитывающим всю экологию вида, его взаимоотношения с другими видами в их общей сложности взаимосвязей.

Жизнь биоценоза протекает очень неравномерно: в ней наблюдаются не только закономерная цикличность (суточная, сезонная, годовая), но и различные неритмические изменения. Учесть все это при изучении жизни биоценоза в целом и отдельных составляющих его видов чрезвычайно трудно. С. С. Шварц (1971) считает, что изучить динамику всех видов, входящих в биоценоз, и взаимоотношение их друг с другом даже технически невозможно.

Поэтому, говоря о биоценотических связях вида, имеются в виду наиболее существенные из них. Какие из них наиболее существенные, определяется аналитическими исследованиями (С. С. Шварц, 1971).

Для определения роли вида в биоценозе нужно знать его биоценотические связи, изучить колебание численности вида по годам и сезонам в различных ландшафтно-географических зонах, взаимоотношение с другими членами биоценоза (как консумента и продуцента), плодовитость вида, гибель особей в разные периоды жизни, уяснить динамику биомассы вида, зависимость ее от биотических и абиотических условий среды. Эти данные нужно иметь не только по определенному участку ареала, но и по разным ландшафтным зонам.

[illegible] дополняя [illegible] при изучении этой темы С. Г. Приклонским (1973), мы считаем, что изучение биоце-

нотических связей у птиц должно охватывать следующие вопросы:

I. Численность вида, его биомасса, роль в переносе энергии:

а) численность на 3-километровом маршруте в различных ландшафтных зонах и в различных биотопах;

б) значение вида в орнитоценозе;

в) биомасса вида в орнитоценозе;

г) роль вида в потреблении энергии и переносе ее в системе биоценоза;

д) эмбриональная и постэмбриональная гибель и ее роль в изменении численности вида;

е) роль хозяйственной деятельности человека в динамике численности вида.

II. Трофические связи вида:

а) растения, поедаемые данным видом (отдельно взрослыми и птенцами). Данные по биомассе в абсолютных цифрах и в процентном отношении к общему количеству пищи;

б) животные, поедаемые видом (отдельно взрослыми и птенцами). Данные по биомассе в абсолютных цифрах и в процентном отношении к общему количеству пищи;

в) животные, использующие данный вид: 1) беспозвоночные (паразиты). Индекс клещей, комаров и т. п. на одну птицу; 2) хищные звери и птицы (количественная оценка);

г) пищевые конкуренты. Оценка конкуренции в поедаемой биомассе и в процентном отношении.

III. Жилищные связи в биоценозе:

а) гнезда (вид строительного материала и процентное отношение его к весу гнезда);

б) жилищные конкуренты;

в) использование видом чужих гнезд;

г) использование жилищ человека для размещения гнезда (процент от общего количества гнезд в данном биоценозе).

Изучение численности вида и ее динамики имеет большое значение для определения биомассы данного вида в системе биоценоза, зависимости ее от особенностей биотопа, сезонов года, условий среды. Располагая этими знаниями, можно определить величину энергии, которую потребляет данный вид (как консумент), или какую часть энергии (как продуцент) представляет он для биоценоза в целом, т. е. определить роль вида в переносе энергии в системе биоценоза. Важно определить, исходя из численности вида, величину его биомассы во всей системе биоценоза. Однако сделать это в настоящее время практически невозможно. Поэтому чаще всего оценивают биомассу вида в системе орнитоценоза данного биотопа. Для оценки роли птицы в орнитоценозе необходимо собрать сведения об изменении численности по сезонам года в различных биотопах данного географического района. После изучения численности вида и сравнения ее с численностью

других птиц можно будет оценить его роль, оперируя процентом участия, т. е. количеством особей данного вида, выраженным в процентах от числа всех отмеченных в данном местообитании птиц (А. М. Чельцов-Бебутов, 1959).

Численный подсчет проводится маршрутным методом с учетом гнезд и другими методами, описанными в литературе (Г. А. Новиков, 1949; Г. А. Носков, Л. В. Соколов, 1972; С. Г. Приклонский, 1973; С. Ч. Кендей, Я. Пиновски, Ф. П. Турчик, 1967). При численном подсчете необходимо избирать маршрут протяженностью не менее трех километров (в дальнейшем мы будем исходить из величины этого маршрута). При подсчете численности птиц в пространственно-ограниченных биотопах (дома́ в населенных пунктах, овраги, трещины скал и т. п.) ведется учет гнездящихся пар или общего количества птиц, находящихся в данном биотопе, путем визуального наблюдения за активными птицами. Необходимо одновременно учитывать количество искусственных гнездовий, занятых видом. Численные подсчеты птиц, живущих в данном биотопе, можно представить по образцу (табл. 1).

Таблица 1

Численность вида на 3-километровом маршруте

Биотоп	Общая численность всех птиц на маршруте, экз.	Процентное отношение к численности других птиц	Отношение биомассы вида к биомассе всех птиц в данном биотопе, кг/км²
Лесополосы	97	10	$\frac{0,26}{4,32}$ (5,9)*
и т. д.			

* В скобках дано процентное отношение биомасс

Для определения роли вида во всем биоценозе целесообразно ввести дополнительно сведения по учету биомассы вида в системе орнитоценоза. Как правильно указывает П. П. Второв (1965), определение биомассы не может служить окончательным критерием значимости вида в экономике природы, так как единица биомассы птиц разного размера не эквивалентна интенсивности их обмена. Более совершенным критерием является оценка энергетической роли вида в потоке энергии в данном биоценозе. Однако данные по величине биомассы полезно знать при оценке относительной роли данного вида, определяя его значение в системе биоценозов разных ландшафтных зон в пределах ареала вида. Эти относительные данные помогают оценить роль вида в сравнительном плане в разных частях ареала. Данные по определению биомассы приводятся в работе Л. И. Езерскаса и Я. Пиновского (1973). Сравнивая биомассу вида с биомассой видов

данного биоценоза, можно провести относительную оценку значимости вида, а учитывая количество потребленного корма,— полнее оценить роль вида в биоценозе.

Как было сказано выше, определение энергетических трат видом является более точной оценкой его роли как продуцента и консумента энергии в системе биоценоза. Определение энергетических трат помогает уяснить роль вида в переносе энергии в системе биоценоза, определить динамику этого явления в разных частях ареала в зависимости от численности вида.

Методика определения энергетического обмена дается в работах Т. И. Блюменталь и В. Р. Дольника (1962), П. П. Второва (1965), Г. Г. Винберга (1962), А. Ф. Давыдова (1973) и др. Исходными данными для определения энергетического обмена являются данные по газообмену, полученные в лабораторных условиях. В зависимости от того, в спокойном или в состоянии бодрствования определяется газообмен, эти данные различны. Для наших целей, как рекомендует П. П. Второв (1965), можно пользоваться формулой для определения основного обмена (M) у млекопитающих (Г. Г. Винберг, 1962)

$$M = 422 \cdot A^{0,75} \text{ кал/сут},$$

где A — вес птицы, г. Как считает этот автор, фактический обмен у птиц не более чем в два раза превышает обмен у млекопитающих, вычисленный по приведенной формуле. В цитируемой работе П. П. Второв приводит вычисленную им интенсивность обмена (общего и фактического) птиц разного веса. Фактический среднесуточный обмен принято считать в три раза более интенсивным, чем основной (табл. 2).

Для полной оценки численности вида в системе биоценоза необходимо знать, каков опад вида в период гнездования и после вылета молодых из гнезда. Известно, что только часть популяции доживает до половозрелости; она поддерживает численность вида, играет определяющую роль в изменении его биомассы. Это дает возможность, определяя смертность молодых, точнее установить роль вида в годовой динамике биоценоза.

Учитывая все большее влияние человека, его хозяйственной деятельности на биосферу вообще и численность животных в частности, необходимо оценить также ее воздействие на орнитоценозы и особенно на те синантропные виды, например полевых воробьев, экология которых очень тесно связана с человеком, различная деятельность которого может положительно или отрицательно сказываться на численности вида. Известны случаи, когда проведение химических мер борьбы с грызунами путем разбрасывания на полях отравленного ядохимикатами зерна приводит к гибели многих зерноядных птиц (Г. А. Корольченко, 1973).

Таблица 2

Интенсивность обмена птиц (ккал/сут) разного веса (по Второву, 1965)

Биомасса одной особи, г	Общий обмен одной особи	Фактический обмен одной особи
7	1,6	5
8	2,0	6
9	2,2	7
10	2,4	7
12	2,7	8
15	3,2	10
20	4,0	12
25	4,7	14
50	8,1	24
100	13,4	40
200	22,4	67

Для полной оценки численности птиц необходимо также учесть гибель вида от неблагоприятных погодных условий в различные сезоны года (табл. 3).

Таблица 3

Смертность вида (экз/км²) в результате деятельности человека и погодных причин

Причина гибели	Периоды годового цикла		
	весенний предбрачный	гнездовой	осенне-зимний
Разорение гнезд человеком			
Отравление ядохимикатами			
Гололед			
Заморозки			
Дожди			
Другие причины (кроме действия хищников)			

При анализе эмбриональной смертности учитываются все случаи гибели яиц, кладок, эмбрионов. Высчитывается среднее число яиц на одно гнездо в начале насиживания и среднее число вылупившихся птенцов на одно гнездо (С. Г. Приклонский, Л. Й. Езерскас, Г. А. Носков, 1973). Для определения отхода яиц и птенцов собранные материалы сводятся в таблицу следующего образца (табл. 4).

Определение выживаемости птенцов, остающихся оседло в районе гнездования проводится путем кольцевания и дальнейшего учета молодых, покинувших гнездо и ведущих самостоятельный образ жизни (С. Ч. Кендей, Я. Пиновски, Ф. Й. Турчик,

Таблица 4

Успешность размножения птиц (общее количество найденных за один сезон в одном биотопе)

Гнезд	Количество яиц		Количество птенцов			Разоренных гнезд (указать кем)
	общее	болтунов и задохликов	выведшихся	погибших	вылетевших	

1967; С. Г. Приклонский, 1973). Подсчитывая количество окольцованных особей в течение всего периода гнездования по месяцам и сравнивая эти данные, можно определить процент гибели молодых, покинувших гнездо (табл. 5).

Таблица 5

Выживаемость птиц после вылета из гнезда (по Приклонскому, 1973)

Показатель	Число возврата колец у птиц разного возраста (по годам)					
	0—1	1—2	2—3	3—4	4—5	и т. д.
Абсолютное число возвратов						
То же в %						
Смертность (отношение числа возвратов старшей возрастной группы к младшей), %						
Число погибших к данному возрасту птиц (сумма возвратов данной и предыдущих возрастных групп)						
То же в %						
Процент выживания (100-*Д*)						

Общее число молодых (*N*) в данном биотопе с учетом численности их в неисследованных гнездах можно определить по формуле:

$$N = 100 \cdot \frac{\text{число окольцованных молодых особей}}{\text{процент окольцованных молодых особей в отловах}}.$$

Зная средний вес птицы, покинувшей гнездо, можно вычислить величину биомассы молодых данного вида в биотопе, погибших в течение учетного времени, т. е. полнее оценить роль вида как продуцента.

Для изучения влияния хозяйственной деятельности человека на численность вида необходим сбор как можно большего количества данных, которые удобно получить путем анкетного опроса. Кроме собственных материалов, выясняющих роль человека в разорении гнезд, гибель птиц от применения ядохимикатов на

полях и т. п., эти анкетные данные принесут значительную пользу для полной оценки роли человека. Образец анкеты приводится в работе С. Г. Приклонского (1973).

Состав пищи взрослых птиц определяется анализом содержимого желудков, а питание птенцов — путем взятия проб пищи, приносимой родителями (Г. А. Новиков, 1949; А. С. Мальчевский, Н. П. Кадочников, 1953). Исследуя потребленный популяцией корм в количественном и качественном отношениях, можно сделать заключение о роли вида в цепях питания в данном биоценозе, потреблении первичной продукции. Важно выяснить (что вполне осуществимо в лабораторных условиях) энергетическую стоимость данного вида в биоценозе, так как степень ассимиляции потребленного корма, как и выведенного из организма в виде фекалий и мочевины вещества, у разных видов и в различные периоды деятельности (в зависимости от местообитания, сезонов года, географического района) сильно отличается. Как указывает С. С. Шварц (1967), потребление первичной продукции может резко отличаться от количества ассимилированной потребленной энергии и от затраты ее на построение биомассы. Животные зачастую потребляют только часть съеденной пищи, и эта использованная часть может в весовом отношении составлять небольшую часть всего корма. У птиц, животных очень активных, затрачивающих бо́льшую часть энергии на движение и розыск пищи, обилие ее еще не означает их трофического благополучия. Птица может выбрать из всей массы корма один, наиболее энергетически выгодный, но имеющийся в природе в сравнительно небольшом количестве по сравнению с другими видами корма. Другие корма могут быть энергетически невыгодными, а следовательно, общее количество корма для данного вида будет недостаточным. При определении трофической роли вида в биоценозе важно определить вид потребленного корма, его количество, оценить биомассу данного корма в биоценозе. Все эти данные сводятся в таблицы, составленные для взрослых и птенцов отдельно (табл. 6).

Таблица 6

Анализ пищи птиц (указать биотоп и количество обследованных особей)

Вид пищи	Вес данного вида корма во всех пробах, г	Число встреченного от общего количества проб, %	Общий вес данного вида корма по сравнению с весом всех проб, %

Для получения сравнительных данных и оценки вида в трофических цепях питания данного биоценоза необходимо вычислить биомассу растений и животных на единицу площади, которые служат основным кормом виду, а для полной оценки роли

птицы в трофических связях (как консумента) нужно сравнить данные по биомассе потребленного корма с численностью и биомассой вида в различных биотопах (табл. 7).

При определении роли вида в биоценозе важно знать не только количество потребленного корма, но также какую роль он играет в питании других членов биоценоза как продуцент. Некоторые виды, такие, например, как полевой воробей, имеющий в

Таблица 7

Численность и биомасса вида, их роль в трофической цепи биотопа, г/км² (количество потребленного корма в расчете на 1 км²)

Биотопы	Общая численность вида (числитель) и его биомасса (знаменатель)	Биомасса потребленного корма		Процентное отношение биомассы животного и растительного корма к биомассе	
		животная пища	растительная пища	животных	растений
Лесополосы	$\frac{124}{2976}$	776	1200	0,1	0,03
и т. д.					

отдельных частях ареала довольно значительную численность и обладающий, как все мелкие птицы, высокой эффективностью ассимиляции, но сравнительно небольшой продолжительностью жизни, дают высокую оборачиваемость биомассы в системе биоценоза. В этом случае подобные виды, ускоряя общий оборот веществ, могут дать хищникам и другим консументам значительное количество пищи, обусловить продуктивные цепи питания с высокой энергетической стоимостью. Оценить роль вида как продуцента можно, учитывая его гибель от хищников и паразитов и использование потенциальной энергии другими членами биоценоза (трупоядами, микроорганизмами и т. п.), разлагающими органические вещества.

Еще сравнительно мало данных о влиянии как постоянных, так и факультативных хищников на численность птиц. Оценить же роль их в жизни популяции вида птицы очень важно. Как считает В. М. Галушин (1960), для такой оценки надо знать численность хищников, численность данного вида, количество птиц, поедаемых хищником или его выводком за определенное время, и, наконец, время, в течение которого хищник имеет возможность воздействовать на популяцию интересующего нас вида. Роль хищника в изменении численности жертвы этот автор рекомендует определять в процентах по формуле

$$Ф = \frac{P}{П} \cdot 100\%,$$

где $Ф$ — процент уничтоженных хищником жертв; $Р$ — количество уничтоженных экземпляров птиц данным хищником; $П$ — общая численность вида в данном районе. Все данные, оценивающие питание хищников и их роль в изменении численности данного вида, необходимо свести в табл. 8.

Таблица 8

Роль вида в питании хищников в данном биотопе

Хищник	Биотоп	Численность хищника на 1 км²	Численность вида на 1 км²	Продолжительность воздействия хищника, дни	Гибель вида, экз		
					до гнездования	в период гнездования	в осенне-зимний период

Изучение значения паразитов в жизни вида проводится как путем непосредственного наблюдения за гнездом, так и исследованием содержимого гнезда, осмотром птицы. Учитывая, что только некоторые паразиты постоянно обитают на птице (пухоеды, перьевые клещи и т. п.), а остальные являются факультативными (блохи, кровососущие мухи, комары и т. п.), необходимо сочетать непосредственное наблюдение с исследованием подстилки гнезда и осмотром птицы.

В некоторых районах, где много комаров (низовья Амударьи, нижнее течение Амура), нам приходилось наблюдать, как птенцы полевого воробья, пятнистого конька, сибирской горихвостки и других мелких воробьиных птиц, оставшиеся по той или иной причине в гнезде одни, особенно в период, когда перовой покров еще редок, были «облеплены» комарами и многие из этих насекомых за время отсутствия родителей успевали насытиться кровью птенцов. Эти насекомые очень беспокоили и насиживающих птиц. Интересно непосредственными наблюдениями выяснить, какое количество насекомых питается на птенцах в определенный период времени. Для учета постоянных паразитов необходимо собрать гнездо и исследовать саму птицу. О методике паразитологических исследований подробно говорится в работах Г. Й. Вольскиса (1973) и М. Н. Дубининой (1955). Данные о роли паразитов в жизни вида необходимо свести в табл. 9.

Таблица 9

Значение паразитов в жизни вида (по Приклонскому, 1973, с изменениями)

Биотоп	Вид паразита	Общее число гнезд или птиц, где зарегистрирован паразит	Характер связи с хозяином			Численность паразитов, экз.	
			паразитирование	синойкия	комменсализм	на гнездо	на птицу

Исследование роли вида в трофической цепи биоценоза будет завершено, если выяснить состав животных, являющихся пищевыми конкурентами. Интересующий нас вид потребляет определенную биомассу корма, но она, как было сказано, составляет только часть наличной пищи, имеющейся в трофических цепях данного биоценоза. Сопоставив биомассу потребляемого корма пищевых викариатов с таковой изучаемого вида, можно определить пищевую конкуренцию вида в биоценозе, оценить роль каждого составляющего трофической цепи в энергетике биоценоза. Изучение нужно начать с составления примерного списка видов, конкурирующих в пищевом отношении с изучаемым видом. Так, например, для полевого воробья это будут зерноядные птицы, а в определенное время года, например в период выкармливания птенцов,— насекомоядные птицы и ящерицы.

При составлении списка птиц нужно выбирать такие виды, которые достаточно многочисленны в данной местности и потребляют сходный растительный и животный корм. Почти по каждому географическому району СССР имеется достаточная орнитологическая литература, в которой приводятся данные по питанию местных птиц, так что составление списка не представит большого труда. Более сложно выяснить конкурентные взаимоотношения с другими видами.

Все полученные данные сводятся в табл. 10.

Таблица 10

Пищевые конкуренты вида

Биотоп	Пищевой конкурент	Общая численность конкурента (числитель) и его биомасса (знаменатель) на единицу площади, г/км^2	Биомасса потребляемого конкурентом корма на единицу площади, г/км^2

Примечание. Для получения сведений о трофической конкуренции используются данные табл 6 и 7.

Изучение жилищных связей вида в биоценозе включает определение связи с растениями (место гнездования, материал, используемый для строительства гнезда, и т. п.) и животными. Для оценки роли растений как строительного материала для гнезда собирают 10—20 гнезд, наиболее характерных для вида биотопов в районе исследования (С. Г. Приклонский, Л. Й. Езерскас, Г. А. Носков, 1973), и по методике, указанной в этой работе, определяют вес каждой фракции.

Непосредственными наблюдениями изучаются жилищные связи вида с другими животными. Отмечается, случайные это связи или регулярные. Нам приходилось наблюдать, что в гнезда полевых воробьев, расположенных на склоне оврага недалеко от его основания, заползают полозы, прячутся жуки, забегают яще-

рицы. Жилищными конкурентами в подобных местах являются чеканы, каменки, удоды, щурки, сизоворонки, скворцы и другие птицы. Собранные данные сводятся по следующему образцу (табл. 11).

Таблица 11

Размещение гнезд вида в биотопах и жилищные связи с другими видами (по Приклонскому, 1973, с изменениями)

Номер гнезда	Биотоп	Место расположения гнезда (скворечник, дуплянка, дупло и т. п.)	Сведения об использовании гнезда других животных		Сведения об использовании гнезда другими видами	
			чье гнездо использовано	характер использования (гнездование, убежище и т. д.)	кем использовано	характер использования (гнездование, кладовая, убежище и т. д.)

Для полного определения жилищных связей вида необходимо подсчитать количество гнезд, построенных видом в жилищах человека, и определить процент их от общего количества гнезд в данном биоценозе.

ЛИТЕРАТУРА

Блюменталь Т. И., Дольник В. Р. Оценка энергетических показателей птиц в полевых условиях.— «Орнитология», М., Изд-во МГУ, вып. 4, 1962, с. 394—407.

Вольскис Г. Й. Методические указания к сбору материала для главы 8 «Болезни и паразиты».— В сб.: Материалы V заседания межсекционной рабочей группы по проблеме «Исследование продуктивности вида в пределах ареала». Вильнюс, 1973, с. 131—136.

Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем — «Зоол. журн.», 1962, т. 41, вып. 11, с 1618—1630.

Второв П. П. Об оценках значимости населения птиц в экономике природы.— «Орнитология». М., Изд-во МГУ, 1965, вып. 7, с. 385—387.

Галушин В. М. Количественная оценка воздействия коршуна на численность птиц Окской поймы.— «Орнитология», М., Изд-во МГУ, 1960, вып. 3, с. 161—172.

Давыдов А. Ф. Замечания к методике изучения энергетического обмена и терморегуляции у птиц малого размера — В сб: Материалы V заседания межсекционной рабочей группы по проблеме «Исследование продуктивности вида в пределах ареала». Вильнюс, 1973, с. 45—52

Динесман Л. Г. Изучение позвоночных животных как компонента биогеоценоза — В сб: Программа и методика биоценологических исследований. М., «Наука», 1966, с. 148—162.

Дроздов Н. Н. Фауна и население культурных ландшафтов — «Орнитология», М, Изд-во МГУ, 1967, вып. 8, с. 3—46.

Дубинина М. Н. Паразитологическое исследование птиц. М., «Наука», [illegible], 135 с.

Дубровский Ю. А. Птицы построек в южных степях Казахстана — «Орнитология», М., Изд-во МГУ, 1960, вып. 3, с 319—330.

Езерскас Л. Й., Носков Г. А. Методические указания к представлению материала для главы «Миграция и зимовка» — В сб.: Материалы V заседания межсекционной рабочей группы по проблеме «Исследование продуктивности вида в пределах ареала». Вильнюс, 1973, с. 97—98.

Езерскас Л. Й., Пиновский Я. Методические указания по оценке биомассы вида птиц. Там же, 1973, с. 144—154.

Кендей С. Ч., Пиновский Я., Турчик Ф. Й. Методика количественной оценки динамики популяции полевого воробья и домашнего воробья — В сб Международные исследования по воробьям (программа и методика). Варшава, 1967, с. 9—18.

Корольченко Г. А. Ядохимикаты и фауна — В сб : Человек и биосфера Ростов-на-Дону, Изд-во РГУ, 1973, с. 300—308

Мальчевский А. С., Кадочников Н. П. Методика прижизненного изучения питания гнездовых птенцов насекомоядных птиц.— «Зоол. журн.», 1953, т 32, вып. 2, с 277—282

Новиков Г. А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. М, «Советская наука», 1949, 602 с.

Носков Г. А., Соколов Л. В. Методические указания к описанию биотопического размещения полевого воробья.— В сб.: Материалы III заседания межсекционной рабочей группы по проблеме «Исследование продуктивности вида в пределах ареала», Вильнюс, 1972, с. 18—19.

Носков Г. А., Соколов Л. В., Езерскас Л. Й. Методические указания к изучению среды обитания воробьиных птиц — В сб.: Материалы V заседания межсекционной рабочей группы по проблеме «Исследование продуктивности вида в пределах ареала». Вильнюс, 1973, с. 60—65

Приклонский С. Г. Методические указания по сбору материала к главе «Место вида в биоценозе». Там же, 1973, с. 119—130.

Приклонский С. Г. Методические указания по сбору материала для главы «Численность и ее динамика». Там же, 1973, с. 137—143.

Приклонский С. Г., Езерскас Л. Й., Носков Г. А. Методические указания к изучению гнездования. Там же, 1973, с. 66—72.

Чельцов-Бебутов А. М. Опыт количественной оценки птичьего населения открытых ландшафтов.— «Орнитология», М., Изд-во МГУ, 1959, вып. 2, с. 16—27.

Шварц С. С. Общие закономерности, определяющие роль животных в биоценозах.— «Журнал общей биологии», 1967, т. 28, вып. 5, с. 510—522.

Шварц С. С. Популяционная структура биоценоза.— «Известия АН СССР, серия биологическая», 1971, вып. 4, с. 485—494.

УДК 591.524

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ УЧЕТ ПТИЦ В ЛЕСНОЙ ЗОНЕ

В. И. ЩЕГОЛЕВ

Мичуринский гос. педагогический институт

В настоящее время в полевой работе орнитологов используется большое число всевозможных методик учета птиц. В результате данные, получаемые разными исследователями и различными методами, несравнимы. Однако работы, проводимые по проблеме «Вид и его продуктивность в ареале», требуют единой методики количественного учета. В связи с этим мы остановимся на описании наиболее приемлемых методов учета птиц.

Методы учета по их результатам обоснованно делятся на относительные и абсолютные.

Из всех способов абсолютного учета (они пригодны только для длительных стационарных исследований) до сих пор лучшим остается учет птиц на пробных площадках, разработанный еще в начале 30-х годов нашего столетия П. Пальмгреном (Palmgren, 1930) и видоизмененный впоследствии Р. Л. Наумовым (1963).

При этом способе учета первый этап работы — определение мест для закладки площадок. От того, насколько хорошо известен район исследований, будет зависеть возможность правильного выбора площадок, что требует предварительного знакомства с местностью и населением птиц. Второй этап работы — разбивка площадки. Для этого используется толстая рыболовная леска длиной 100—300 м. При закладке площадки в сплошном лесном массиве в нужном направлении прокладывается визир, образующий одну из сторон площадки. Работа облегчается в лесах европейской части СССР, где проложены просеки. Площадки можно закладывать между просек или естественных ориентиров (например, ручьем или рекой и параллельно идущей дорогой, тропой). Между ориентирами через каждые 50 м в стороны прокладываются перпендикулярные ходы до пересечения с ними. Для облегчения прохождения по этим ходам вырубается густой кустарник, разбираются завалы. На самих ходах через 50 м вбиваются колышки, а деревья метятся краской. Наблюдатель имеет при себе план площадки, куда наносятся встреченные птицы. Регистрация ведется в полосе шириной 25 м, но громко кричащие (кукушки, дятлы) и хорошо заметные виды учитываются и на большем расстоянии. Планы площадок с нанесенными на них

точками встреченных птиц, гнездовыми участками пар позволяют предварительно судить о количестве отдельных видов и населении птиц на этой площадке. Однако окончательное заключение о достоверной величине обилия можно сделать лишь при знании, насколько полно учтены птицы. Тем не менее во время учета практически невозможно учесть всех птиц на исследуемой территории по ряду причин. Прежде всего это зависит от точности разметки и определения границ площадки, регистрации особей птиц, гнездящихся вблизи границы площадки или за ее пределами, активности птиц во время учета и т. д.

Известно, что лишь немногие виды могут быть учтены на 100% за один учет. Такие результаты удается получить лишь при имитации голосов синиц, серой неясыти, зяблика и некоторых других видов. Кроме того, неодновременность гнездования отдельных пар, то есть растянутость размножения, не позволяет регистрировать некоторые из них. Поэтому за один учет независимо от его проведения на площадке или маршруте отмечается лишь часть птиц. По данным П. Пальмгрена (Palmgren, 1930) и Н. Н. Данилова (1956), за один учет регистрируется 40—50% особей птиц. Р. Л. Наумов (1963) в большинстве случаев говорит о регистрации 30—40%, И. В. Измайлов (1967) — 70%. По нашим данным, в лесах центральной европейской части СССР учитывается 50—70% поющих самцов. Полнота учета разных видов при одном и том же методе и качестве учетов различна.

Наряду с птицами, которых можно учесть на 90—100% за 1—2 учета (большая синица в период размножения), есть виды и особи, которые учитываются лишь за 5—8 и более учетов. Кроме того, географическая изменчивость активности одного и того же вида различна. Так, по сообщению Р. Л. Наумова (1963), зяблик под Красноярском поет не так интенсивно, как в Подмосковье.

Таким образом, для достижения полноты учета в 80—90% в условиях Восточной Сибири (Наумов, 1963) следует проводить четырех-пятиразовые учеты дважды за сезон в первую и вторую половины гнездования. Для европейской части СССР, где сроки размножения птиц тоже растянуты, это положение остается примерно таким же (за исключением зяблика, большой синицы, скворца, камышевок и других активно токующих птиц, которые регистрируются за 2—3 учета).

Для формирования правильного представления об обилии птиц в исследуемой местности необходимо было бы заложить несколько площадок (по принципу случайной выборки) в различных участках леса (Наумов, 1963). Однако это привело бы к увеличению размера площадок, ошибкам при учете птиц в пограничной зоне и потребовало бы больших затрат времени и труда. При выборе же одной большой площадки возрастает так называемая ошибка типичности, связанная со значительными откло-

нениями показателей, полученных здесь, от средних показателей всего местообитания.

При экстраполяции этих данных возникает вопрос о размере площадки, необходимой для получения результатов с ошибкой, не превышающей заданную. Р. Л. Наумов (1963) при обработке теоретических и эмпирических данных приходит к выводу, что наиболее целесообразно закладывать площадку в 30 га. Она удобна для обследования и дает приемлемую точность для характеристики обилия птиц. Увеличение размеров площадок связано с большими затратами времени, а уменьшение средней ошибки $\left(m = \frac{1}{M \cdot n}\right.$, где m — относительная ошибка; M — обилие птиц (вида); n — размер площадки) пропорционально увеличению корня квадратного из размера площади. Поэтому на площадках размерами в 30, 100 и 200 га при обилии вида в 50 пар на 1 км^2 ошибки средней соответственно будут равны 25, 14 и 10%, а пределы нахождения генеральной средней равны 25—75, 36—64, 40—60 пар на 1 км^2. Увеличение объема работ в 6 раз повысило точность лишь в 2,5 раза.

Таким образом, методика учета птиц на пробных площадках имеет два крупных недостатка: вероятная ошибка типичности и затрата огромного труда и времени.

Наиболее простой способ относительной оценки численности — глазомерная оценка распределения и обилия: много, мало, редко, случайно. Эти чисто субъективные данные тем не менее используются у нас в стране и за рубежом для оценки численности массовых и хорошо известных видов.

В настоящее время широкое распространение получил метод маршрутных учетов, или линейных трансектов. Над разработкой методики маршрутных учетов работали многие советские и зарубежные ученые (М. К. Локтев, Д. Н. Кашкаров, А. Н. Формозов. А. П. Кузякин, Р. Л. Наумов, Ю. С. Равкин, С. Форбс, О. Калела и др.). Основное преимущество линейных трансектов заключается в меньшей трудоемкости по сравнению с учетами птиц на пробных площадках. Здесь экономится время на определение и разбивку площадки, маршруты проходят через различные местообитания, полнее выявляется фауна, за одно и то же время обследуется территория в 10 раз бо́льшая, в результате чего сокращаются возможные ошибки типичности.

Главный недостаток этого способа — меньшая полнота и точность учета, связанная с невозможностью обнаружить все виды и особи за одноразовый учет и трудностью правильного определения ширины учетной полосы. Э. В. Ивантер (1962), И. В. Андриевский (1970), Д. В. Владышевский (1972) и др. учитывали птиц на полосе шириной в 50 м. А. П. Кузякин, Э. В. Рогачева, Т. В. Ермолаева (1958), И. В. Измайлов (1967), Ю. С. Равкин (1973) и многие другие считают, что в лесах со средней полнотой

древостоя можно вести учет на полосе около 300 м, а «громкие» виды регистрируются и на большей ширине полосы.

Учеты птиц на полосе шириной 50 м (25+25) имеют ряд существенных возражений. Прежде всего невозможно при одноразовом учете без предварительной разметки в лесах различных типов точно определить расстояние в 25 м. В связи с этим многочисленные и обычные виды (зяблик, большая синица, дрозды, пеночки и пр.), находящиеся, например, на расстоянии 25,5, 26 и т. д. метров, оказываются учтенными. Расчет же обилия производится на ширину учетной ленты в 50 м. Если учесть, что маршруты обычно имеют значительную протяженность, то ошибка обилия становится завышенной и весьма большой. Орнитологи, предполагая, что за одноразовый учет отмечаются не все виды и особи (что совершенно справедливо, как было показано выше), вводят поправочный коэффициент +25%. Таким образом, получаемые показатели обилия становятся еще бо́льшими.

Проиллюстрируем это на примере. Так, по данным Н. П. Дубинина и Т. А. Торопановой (1960), в пересчете на 1 км² в сложных борах Рязанской области гнездятся 1733 пары (расчет произведен на площадь 2,9—16,1 га). По нашим данным, полученным в этих же борах несколько иным методом, плотность населения птиц равна 450—500 парам на 1 км². По их наблюдениям в сложных березняках гнездится 1900 пар на 1 км² (учетная площадь 1,53—5,36 га), по нашим же данным, здесь отмечается лишь 250—260 пар/км² (Щеголев, 1972). Очевидно, что данные малых площадей завышены в 3—7 раз.

В связи с этим большинство орнитологов стали применять методику учета, разработанную М. К. Лаптевым в тридцатых годах и усовершенствованную в последнее время рядом авторов (А. П. Кузякин, Э. В. Рогачева, Т. В. Ермолаева, 1958; Н. Ф. Реймерс, 1958; И. В. Измайлов, 1967; Ю. С. Равкин, 1969, 1973; Р. Л. Наумов, 1960, 1963, 1965). За основу этой методики принимаются учеты птиц в гнездовое время на полное расстояние слышимости пения в утреннее время, а в послегнездовой период — на полное расстояние обнаружения (Ю. С. Равкин, Б. П. Доброхотов, 1963).

Учет проводится следующим образом. В ранние утренние часы (с 4 до 8) учетчик проходит маршрут, который может быть заложен по тропинке, дороге или просеке в лесу, что зависит от цели учета и изученности территории. Все поющие птицы отмечаются в дневнике и принимаются за пару. Правильное решение вопроса о ширине учетной полосы связано с заметностью разных видов птиц, которая зависит от громкости пения, крика, размера, окраски и т. д. Кроме того, заметность будет различной в разных местообитаниях и разное время года.

Например, в апреле—мае дальность обнаружения большой синицы составит 70—80 м, зяблика 80—90, скворца 90—100, дроздов (черный, певчий) 100—150, поползня 40—45; синиц (пухляк,

хохлатая) 40—45 и т. д. В связи с этим при расчете обилия вида принимается удвоенная ширина дальности обнаружения и при этом полоса учета будет равна: для синицы 150 м, зяблика 170, скворца, иволги 190, дроздов 250, поползня 85, пухляка 85, кукушки 2000 и т. д. (табл.).

Таблица

Численность и средняя дальность обнаружения некоторых птиц в смешанных лесах

(Черноземная зона, май)

Виды	Обилие, пар/км²	Доля участия вида, %	Средняя дальность обнаружения, м
Зяблик	63	9,2	90
Обыкновенный скворец	45	6,6	50
Деряба	38	5,6	40
Восточный соловей	37	5,5	150
Лесной конек	30	4,5	50
Жулан	30	4,5	30
Пеночка-трещотка	30	4,5	60
Обыкновенная кукушка	25	3,7	1000
Обыкновенный козодой	25	3,7	150
Обыкновенная иволга	25	3,7	200
Большая синица	20	3,0	80
Пеночка-весничка	20	3,0	70
Певчий дрозд	20	3,0	170
Черный дрозд	20	3,0	200
Серая мухоловка	18	2,7	30
Зеленая пересмешка	17	2,5	90
Пеночка-теньковка	17	2,5	120
Дрозд белобровик	17	2,5	200
Сойка	15	2,2	100 (крик)
Обыкновенный поползень	13	2,0	50
Обыкновенная горихвостка	13	2,0	65
Зорянка	13	2,0	50
Обыкновенная горлица	12	1,7	400
Рябинник	12	1,7	60
Обыкновенная овсянка	10	1,5	60
Вертишейка	8	1,2	100
Большой пестрый дятел	8	1,2	100 (крик)
Малый пестрый дятел	8	1,2	130 (крик)
Дубонос	7	1,0	40
Щегол	7	1,0	70
Белая трясогузка	6	0,9	30
Мухоловка-пеструшка	6	0,9	50
Садовая славка	6	0,9	100
Черноголовая славка	5	0,7	100
Зеленушка	4	0,6	50
Полевой воробей	3	0,5	40
Садовая овсянка	3	0,5	60
Серая славка	2	0,3	60
Ястребиная славка	2	0,3	60
Клинтух	1	0,1	80
Вяхирь	1	0,1	80
Сизоворонка	1	0,1	70

Продолжение табл.

Виды	Обилие, пар/км²	Доля участия вида, %	Средняя дальность обнаружения, м
Удод	1	0,1	600
Зеленый дятел	1	0,1	100
Белоспинный дятел	1	0,1	—
Лесной жаворонок	1	0,1	100
Чиж	1	0,1	50
Зеленая пеночка	1	0,1	70
Буроголовая гаичка	1	0,1	45
Малая мухоловка	1	0,1	55
Лесная завирушка	1	0,1	50
Серая ворона	1	0,1	70
Галка	1	0,1	50
Черныш	1	0,1	—
Чернолобый сорокопут	1	0,1	50
Вальдшнеп	<1	0,05	100
Кобчик	<1	0,05	170
Обыкновенная пустельга	<1	0,05	—
Черный коршун	<1	0,04	—
Обыкновенный канюк	<1	0,04	170
Ястреб-тетеревятник	<1	0,04	—
Ястреб-перепелятник	<1	0,04	150
Ушастая сова	<1	0,04	800
Обыкновенная неясыть	<1	0,04	1200
Тетерев	0,1	0,009	—
Рябчик	$<0,1$	0,008	—
Болотная сова	$<0,1$	0,008	100
Сплюшка	$<0,1$	0,001	100
Воробьиный сыч	$<0,1$	0,001	—
Хохлатая синица	$<0,1$	0,001	30
Ополовник	$<0,1$	0,001	30
Пищуха	$<0,1$	0,001	30
Глухарь	$<0,01$	0,001	—
Скопа	$<0,001$	0,001	—
Беркут	$<0,001$	0,001	—
Большой подорлик	$<0,001$	0,001	—
Сокол-балобан	$<0,001$	0,001	—
Чеглок	$<0,001$	0,001	—
Осоед	$<0,001$	0,001	—
Змееяд	$<0,001$	0,001	—
Мохноногий сыч	$<0,001$	0,001	—
Филин	$<0,001$	0,001	1200
Мухоловка-белошейка	$<0,001$	0,001	60

В сложных ландшафтах (старые еловые леса, балки, резко пересеченные овражистые широколиственные леса) показатель дальности обнаружения (полосы учета) может быть получен эмпирически каждым учетчиком, так как должны приниматься в расчет его слух, зрение, знание голосов птиц и т. д.

В гнездовое время, даже рано утром, не все самцы воробьиных птиц поют и поэтому часть из них может быть не обнаружена. Разные авторы приводят различный процент поющих особей

(активность вида). Р. Л. Наумов (1963) считает, что в условиях тайги можно учесть только 40—50% поющих особей, П. Пальмгрен (1930) — 60—70%, И. В. Измайлов (1968) — до 80%, по нашим данным и сведениям В. Т. Бутьева, в условиях Черноземной зоны — 50—70%.

Однако показатель активности вида — величина очень непостоянная. Она зависит от времени учета (сезона года и времени суток), погодных условий, наконец, состояния птицы. И тем не менее, если учеты проводятся рано утром в ясную солнечную погоду в период массового размножения, показатель активности вида остается достаточно стабильным.

Наконец, каждый учетчик может определить этот показатель для любого вида и для конкретной местности на постоянном маршруте при 4—5-разовом учете.

Все сказанное позволяет учитывать птиц в гнездовой период на значительных территориях при прохождении маршрута один раз и получать сравнимые результаты. Расчет следует проводить по формуле, предложенной Р. Л. Наумовым (1965)

$$M = \frac{m}{l \cdot 2d \cdot A},$$

где M — обилие вида; m — число учтенных особей; $2d$ — полоса обнаружения вида; A — активность вида; l — длина маршрута.

Предположим, что учетчиком пройдено 10 км маршрута. На этом маршруте им зарегистрировано 28 особей зяблика. Полоса обнаружения зяблика 180 м (по 90 м в обе стороны маршрутного хода). Показатель активности зяблика в Центральной полосе примем за 0,6 (60%). Произведя расчет, получим:

$$M = \frac{28}{10 \times 0{,}18 \times 0{,}6} = 26 \text{ пар/км}^2.$$

Подобные расчеты проводятся по каждому учтенному виду. Полученные показатели очень близки к истинным и будут точнее при правильном определении дальности обнаружения и правильном выборе поправочного коэффициента активности вида и протяженности маршрута.

В послегнездовое время учет численности птиц можно проводить маршрутным методом, принципиально не отличающимся от такового в гнездовое время. Однако в это время учет ведется не только по голосам, но и по другим признакам, которые привлекают наблюдателя. Дальность обнаружения многих перелетных видов осенью значительно меняется по сравнению с гнездовым периодом. Например, дрозды учитываются на полосе в 90 м, московка — 40 м, королек — 30, пищуха — 50 и т. д.

Расчет обилия вида производится по вышеприведенной формуле.

Таким образом, наиболее приемлемым для количественного учета птиц в связи с поставленной проблемой становится описанный маршрутный метод учета. Преимущества этого метода очевидны: учеты на маршруте занимают в 3—4 раза меньше времени по сравнению с учетами птиц на пробных площадках, позволяют обследовать бо́льшую площадь (в 10 раз и более), а ошибки средних показателей обилия, полученных этим методом, не превысят или незначительно превысят ошибку при учете на площадке.

ЛИТЕРАТУРА

Андриевский И. В. Плотность населения некоторых видов птиц в смешанном лесу.— В сб: Материалы 4 научн. конференции зоол. пединститутов. Горький, 1970, с 324—325

Владышевский Д. В. Население птиц сосновых лесов Киевщины — «Орнитология», Изд-во МГУ, вып. 10, с. 130—138.

Данилов Н. Н. Опыт определения точности методики количественного учета птиц.— «Зоол. журн.», 1956, т. 35, вып. 11, с. 1697—1702.

Дубинин Н. Н., Торопанова Т. А. Некоторые закономерности распространения птиц лесной зоны — «Орнитология», Изд-во МГУ, 1960, вып. 3, с. 114—121.

Ивантер Э. В. Птицы заповедника «Кивач».— «Орнитология», Изд-во МГУ, 1962, вып. 5, с. 68—86.

Измайлов И. В. Птицы Витимского плоскогорья. Улан-Уде. Бурятское кн. изд-во, 1967.

Кузякин А. П., Рогачева Э. В., Ермолова Т. В. Метод учета птиц в лесу для зоогеографических целей.— «Уч. зап. Моск. обл. ин-та. Труды каф. зоологии», 1958, т. 65, вып. 3, с. 99—101.

Наумов Р. Л. Фауна и распределение птиц окрестностей села Б. Кямчуг (Красноярский край).— «Орнитология», Изд-во МГУ, 1960, вып 3, с. 200—212.

Наумов Р. Л. Опыт абсолютного учета лесных певчих птиц в гнездовой период.— В сб.: Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., 1963, с. 137—138.

Наумов Р. Л. Методика абсолютного учета птиц в гнездовой период на маршрутах.— «Зоол. журн.», 1965, № 1, с. 81—92.

Равкин Ю. С. Птицы северо-восточного Алтая. Новосибирск, «Наука», 1975.

Равкин Ю. С., Доброхотов Б. П. К методике учета птиц лесных ландшафтов во внегнездовое время.— В сб.: Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., 1963, с. 130—137.

Реймерс Н. Ф. О некоторых особенностях количественного учета птиц и мелких млекопитающих в условиях горной тайги юга Средней Сибири.— «Зоол. журн.», 1958, вып. 8, с. 1214—1223.

Рогачева Э. В. Методы учета численности мелких воробьиных птиц.— В сб.: Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М, 1963, с. 117—130.

Щеголев В. И. Эколого-географическая характеристика птиц Черноземного центра европейской части СССР. Автореферат канд. диссертации. Мичуринск, 1972.

Palmgren P. Quantitative Untersuchungen uber die Vogelfaune Südfinnlands mit besonderer Berücksichtigung Ålands.— "Acta Zoologica Fennica". Helsinki, 1930, H. 7.

УДК 591.523

ОЦЕНКА БИОМАССЫ И ПРОДУКТИВНОСТИ ВИДА У ПТИЦ

Л. И. ЕЗЕРСКАС

Каунасский зоологический музей им. Т. Иванаускаса

При изучении продуктивности вида в ареале оценка его биомассы является одной из основных задач, стоящих перед исследователями.

При оценке биомассы вида преследуется цель выяснить следующие 6 основных вопросов (Езерскас, Пиновский, 1973).

1. Изменение биомассы вида в течение года в одной точке ареала.
2. Изменение биомассы вида в течение нескольких лет.
3. Особенности изменений биомассы вида за счет собственного воспроизводства в разных точках ареала.
4. Перемещение биомассы вида внутри ареала.
5. Связь и соотношение биомассы вида с биомассой других компонентов биоценоза.
6. Биоэнергетическая (калориметрическая) оценка биомассы.

Биомасса вида рассчитывается на основании сведений о численности птиц разных возрастных групп и среднего веса особи каждой из них. Таким образом, биомасса вида на какой-то определенной территории или на всем ареале представляет собою сумму биомассы особей разных половых и возрастных групп.

При определении смертности и продуктивности во многих случаях используется показатель численности. Но полную оценку смертности и продуктивности вида можно установить только при совместном анализе численности и биомассы, так как во многих случаях проценты смертности, выраженные единицами биомассы и численности, не совпадают друг с другом. Так, например, при неблагоприятных метеорологических условиях в 100 гнездах больших синиц из 1100 птенцов в первые дни после вылупления погибли 800 при среднем весе каждого из них 3 г, в то время как вес взрослой птицы около 18 г. В этом случае смертность вида по численности (СЧ) будет

$$\text{СЧ} = \frac{800 \times 100}{1100 + 200} = 61,5\%,$$

а смертность по биомассе (СБ):

$$\text{СБ} = \frac{800 \times 3 \times 100}{(1100 \times 3) + (200 \times 18)} = 34,8\%.$$

В тех случаях, когда процент смертности по численности превышает смертность по биомассе, видно, что погибают в основном молодые особи, еще не достигшие веса взрослых.

При отстреле крупных зверей, отлове рыб во многих случаях процент смертности по биомассе будет величиной большей, чем процент смертности по численности. Это объясняется тем, что для промысловых целей добываются главным образом взрослые животные, а остаются молодые особи. При рациональном использовании вида необходимо выяснить оптимальное соотношение между численностью и биомассой вида, учитывая конкретные региональные условия, кормовую базу и пр. Для этой цели необходимы данные по численности и биомассе вида за несколько лет.

Для определения динамики численности и биомассы вида целесообразно пользоваться коэффициентами численности (КЧ) и биомассы (КБ), которые устанавливаются аналогичным путем:

$$\text{КЧ} = \frac{\text{численность в данное время}}{\text{средняя численность за несколько лет перед размножением}},$$

$$\text{КБ} = \frac{\text{биомасса в данное время}}{\text{средняя биомасса за несколько лет перед размножением}}.$$

Динамика биомассы исследуемого объекта в течение года не всегда будет соответствовать динамике численности и по ряду других причин. Так, например, численность птиц в конце лета — начале осени будет уменьшаться из-за смертности, в то время как биомасса у некоторых видов будет оставаться на том же самом уровне или даже будет увеличиваться за счет увеличения веса тела птицы (в особенности у птиц-мигрантов — до 25% и более) за счет накопления жировых запасов. Это указывает на то, что при определении динамики биомассы птиц в разные месяцы необходимо учитывать изменения веса тела птиц в течение года.

Биомасса и численность вида вычисляются для площадей в 1 км², 1000 км² и т. д. на основании знания численности особей данного вида на соответствующих площадях. Расчеты численности и биомассы проводятся дифференцированно для разных ландшафтно-географических зон (тундры, тайги, лесостепи, широколиственных лесов, степи, полупустыни, пустыни и т. д.), а внутри них — для разных стаций (различные лесные биотопы, сады, сельскохозяйственные угодья, населенные пункты и пр.).

Например, средняя численность большой синицы в Кедайнском лесхозе (Средняя Литва) в лиственных лесах на опытных кварталах в начале апреля 1959 г. непосредственно перед размножением составила 97 особей на 1 км². В это время средний вес одной птицы составлял 19,6 г. Тогда биомасса больших синиц на 1 км² равнялась: 19,6 г$\times$97=1901,2 г.

Аналогичным путем устанавливается биомасса вида во время насиживания. При условии, что изменений в весе взрослых особей не наблюдается, в инкубационный период биомасса будет равна сумме весов взрослых птиц и веса полных кладок яиц. Так, например, при среднем числе яиц в одной первой кладке 11,2 и

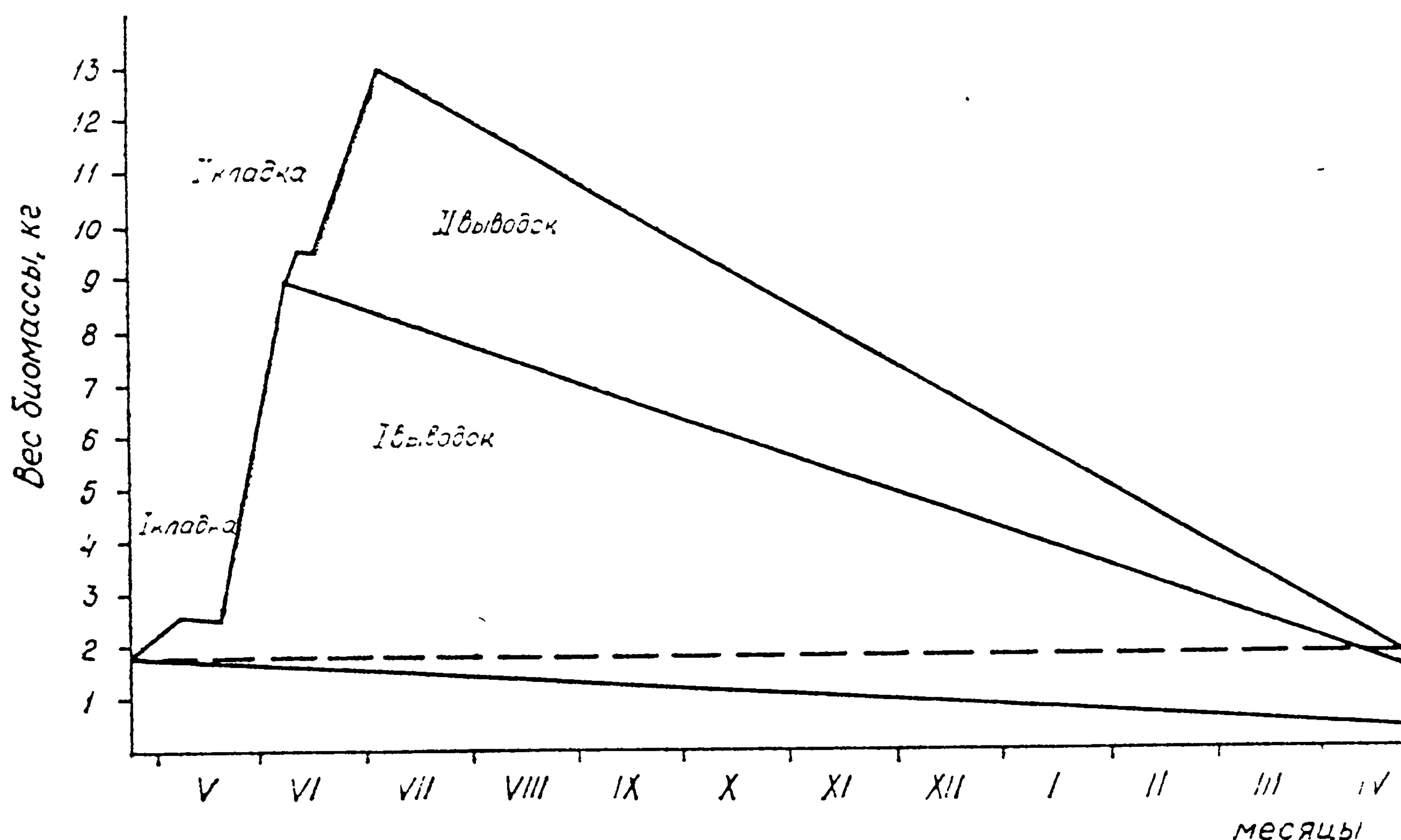


Рис. Принципиальная схема динамики биомассы большой синицы на 1 км² по наблюдениям в 1960 г. в Кедайнском лесхозе

среднем весе одного яйца 1,67 г средний вес полной кладки составит 18,7 г (Езерскас, 1961). На площади в 1 км² 97 учтенных птиц имели 46 гнезд с кладками. Вес всех кладок на 1 км² составил 18,7 г×46=860,2 г. Таким образом, биомасса больших синиц на 10—12 мая будет (19,6 г×97 особей) + (18,7 г×46 кладок) = =1901,2 г+860,2 г=2761,4 г на 1 км².

Аналогичным путем устанавливается биомасса больших синиц на 1 км² после размножения. Например, 46 пар больших синиц имели в первом выводке по 8,6 птенца. Вторые кладки имели 36 пар, которые вывели в среднем по 6,1 птенца на гнездо. Тогда общая численность молодых птиц будет (8,6×46) + (6,1× ×36) =615 особей.

Средний вес молодой птицы после вылета из гнезда равен 16,6 г. Тогда биомасса молодых птиц будет 16,6 г×615= =10 209,0 г.

Таким образом, общая биомасса птиц на 1 км² в момент своей максимальной величины достигает 1901,2 г+10 209,0= =12 110,2 г и приходится на окончание периода размножения (рис.).

Аналогичным путем устанавливается биомасса вида на более крупных площадях.

Так, в Литве подходящие для гнездования зябликов биотопы по площади занимают 20 000 км^2 (леса 16 000, сады и пр. 4000). Допустим, что средняя численность гнездящихся птиц на 1 км^2 составляет 100 пар. Одна пара зябликов в течение лета выводит в среднем 4 птенца. Средний вес зяблика равняется 20 г. Тогда: $100 \times 20\,000 = 2\,000\,000$ пар; $4 \times 2\,000\,000 = 8\,000\,000$ птенцов; $2\,000\,000 \times 2 = 4\,000\,000$ взрослых; всего: $8\,000\,000 + 4\,000\,000 = 12\,000\,000$; $20 \times 12\,000\,000 = 240\,000\,000$ г $= 240\,000$ кг $= 240$ т. Таким же способом можно определить биомассу зимующих птиц.

Для удобства использования и сравнения данных о продуктивности вида в разных точках ареала устанавливается коэффициент продуктивности по биомассе (КП$_б$) и продуктивности по численности (КП$_ч$).

$$КП_б = \frac{\text{биомасса после размножения — биомасса перед размножением}}{\text{биомасса перед размножением}},$$

$$КП_ч = \frac{\text{численность после размножения (пик)—численность перед размножением}}{\text{численность перед размножением}}.$$

Так, например, у больших синиц биомасса после размножения в 1959 г. на 1 км^2 равнялась 13,243 кг, биомасса перед размножением — 1,804 кг. Тогда

$$КП_б = \frac{13{,}243 - 1{,}804}{1{,}804} = 7{,}31.$$

Пользуясь этими формулами, можно следить за степенью стабильности биомассы и численности перед и после репродуктивного периода в течение нескольких лет, а также определить состояние этих показателей у оседлых видов в любое время года.

К примеру, биомасса полевых воробьев перед размножением составляет на 1 км^2 (вес полевого воробья — 26 г, численность — 200 особей): 26 г$\times$200 особей$=$5200 г.

После размножения их общая биомасса увеличилась за счет 800 птенцов (23 г$\times$800$=$18 400 г) и стала 18 400 г$+$5200 г$=$ $=$23 600 г.

$$КП_б = \frac{23\,600 - 5200}{5200} = 3{,}54.$$

Допустим, что общая биомасса на 1 км^2 1 января снизилась до 13 800 г. Тогда

$$КП_б = \frac{13\,800 - 5200}{5200} = 1{,}65.$$

Допустим, что общая биомасса на 1 апреля (перед размножением) снизилась до прошлогоднего уровня — 5200 г. Тогда

$$КП_б = \frac{5200 - 5200}{5200} = 0.$$

В том случае, если перед размножением на 1 апреля биомасса вида не достигает прошлогоднего уровня, КП будет отрицательной величиной. Например, биомасса полевых воробьев на 1 апреля была только 2600 г. Тогда

$$КП = \frac{2600 - 5200}{5200} = -0,5.$$

Если по каким-то причинам популяция погибла полностью, КП будет равным −1

$$КП_б = \frac{0 - 5200}{5200} = -1.$$

Пользуясь КП по биомассе и численности, можно представить полную картину состояния биомассы вида и отдельных его популяций в разные годы, в разных точках ареала, перед началом и после окончания периода репродукции и т. д. Имея данные за несколько лет, можно вывести средний КП вида как по отдельным точкам ареала, так и по всему ареалу.

Перемещение биомассы вида и отдельных его популяций внутри ареала определяется на основе визуальных учетов, отловов птиц ловушками и использования материалов по кольцеванию.

Так, например, для определения биомассы зябликов, пролетевших через приморский город Литвы Клайпеду 2 октября 1958 г., устанавливалась общая численность мигрирующих птиц. По визуальным учетам автора за четыре утренних часа пролетело приблизительно 0,9 млн. зябликов из общего 1,3 млн. пролетевших данным утром птиц. Средний вес зябликов в первые дни октября около 23 г. Тогда их биомасса будет 23 г×900 000 = = 20 700 000 г = 20 700 кг = 20,7 т.

Всего в 1958 г. с 16 сентября по 15 октября зарегистрировано 3,3 млн. пролетевших через г. Клайпеду зябликов. Таким образом, общая биомасса зябликов, участвовавших в миграциях, равна 23 г×3 300 000 = 75 900 000 г = 75 900 кг = 75,9 т.

Полную оценку биомассы и продуктивности вида можно осуществить калориметрическим методом (J. Pinowski, 1967). Поскольку калорийность биомассы в течение года изменяется и особенно увеличивается в период миграции и зимовки за счет

скопления жировых запасов, калорийность птицы определяется на конкретном материале в разные периоды годового цикла.

В том случае, если биомасса вида состоит из биомассы взрослых птиц, кладок, птенцов разного возраста и пр., то калорийность определяется для каждого компонента отдельно (табл.).

Таблица

Продукция биомассы и энергии (общая численность яиц на 1 км² = 1263) у полевого воробья на 1 км² в 1961 г. (по Пиновскому, 1967)

Компонент биомассы	Численность особей, экз.	Вес одного экз., г	Общая биомасса, г	Ккал/г	Общая продукция энергии			
					Ккал	в % от общей		
						численности	биомассы	энергии
Отход яиц	318	2,2	699,6	1,02	716,04	25,2	3,3	2,2
Отход птенцов 0—5 дней	96	7,5	720,0	0,80	576,00	7,5	3,3	1,4
Отход птенцов 6—10 дней	19	18,2	345,8	0,93	320,07	1,5	1,7	0,9
Отход птенцов до вылета	23	23,0	529,0	1,62	856,83	1,8	2,5	3,4
Птенцы, успешно покинувшие гнезда	807	23,0	18561,0	1,62	30133,78	64,0	89,0	92,1
Всего	1263		20854,8		32604,73	100,0	100,0	100,0

При изучении динамики биомассы исследуемого объекта за счет собственного воспроизводства и его гибели в разных точках ареала следует также обращать внимание на плотность населения, особенности его кормовой базы, метеорологические условия в данной местности, наличие врагов и конкурентов, на массовые заболевания и основных паразитов, влияние пестицидов и загрязнения среды, т. е. на все те явления, которые оказывают воздействие на колебания численности исследуемого вида.

Большой интерес представляет сравнение биомассы изучаемого объекта с биомассой других видов птиц в данной местности, общей биомассой птиц на 1 км² и с биомассой других групп животных и растений.

Только изучение всего комплекса факторов, воздействующих на динамику биомассы и продуктивность вида, позволит найти правильный подход к решению вопроса о регуляции динамики биомассы вида и его продуктивности в природных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Езерскас Л. И. О биологии птиц-дуплогнездников семейства синициевых и мухоловковых в Литовской ССР.— В сб.: Экология и миграция птиц Прибалтики. Рига, 1961, с. 115—122.

Езерскас Л. И., Пиновский Я. Методические указания по оценке биомассы вида птиц.— В сб · Исследование продуктивности вида в пределах ареала. Вильнюс, 1973, с. 144—153.

Mackowicz R., Pinowski J., Wieloch M. Biomass production by house sparrow (Passer d. domesticus L.) and tree sparrow (*Passer m. montanus* L.) populations in Poland —"Ekologia Polska", 1970, 18, 23, 466—501.

Pinowski J. Estimation of the biomass produced by a tree sparrow (*Passer m. montanus* L.) population during the brooding season.— In: Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems of K. Petrusewicz. Warszawa—Krakow, 1967, 357—367.

УДК 591.543

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ЗИМНЕГО ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ПТИЦ

Г. Б. ЗОНОВ

Иркутский гос. научно-исследовательский противочумный институт Сибири и Дальнего Востока

Исследование разнообразных аспектов зимнего образа жизни птиц проводится относительно давно (А. Н. Формозов, 1946, 1952, 1961; Г. А. Новиков, 1949а, 1952, 1959), однако методическая сторона вопроса остается слабо разработанной. Известна монография Г. А. Новикова (1949б), где обобщены различные методы изучения экологии наземных позвоночных животных, и ряд статей, посвященных отдельным вопросам методического характера (В. В. Раевский, 1952; В. Е. Флинт, С. А. Шилова-Крассова, 1955 и др.).

Условия работы зимой резко отличаются от летних. В наиболее холодных районах европейской части страны и Сибири исследователь встречает большие трудности чисто физического характера. При крайне низкой температуре воздуха (—55— —60° С) сложно делать какие-либо записи во время экскурсии. Продолжительность экскурсии в данном случае зависит от индивидуальных способностей организма наблюдателя противостоять морозу. В то же время наличие снежного покрова облегчает наблюдения за птицами по следам, а возможность передвижения на лыжах значительно сокращает время похода. Опавшая листва (хвоя лиственницы) открывает взгляду наблюдателя кроны деревьев и кустов и позволяет быстро обнаруживать птиц.

Изучение стайного поведения

Зимой стайность у многих птиц выражена слабее, чем осенью. Даже смешанные стайки синиц (к ним присоединяются поползни, пищухи, некоторые дятлы), названные А. А. Герке (1932) «синичьими стайками», существуют вместе непродолжительное время. Еще менее прочны смешанные группы зерноядных птиц (снегири, щуры, чечетки). Как показал А. В. Михеев (1950), такие смешанные стаи скорее можно назвать «скоплениями», так как в них отсутствует устойчивая связь между отдельными особями. К аналогичному выводу приходит и Г. А. Новиков (1959), предлагая считать зимние смешанные стайки «группами». Различные смешанные группы (скопления) птиц в Сибири делятся

в зависимости от степени прочности связей входящих в них видов (Г. Б. Зонов, 1966).

Термин «стая» в большей степени применим к птицам одного вида, кормящимся и ночующим на протяжении длительного периода времени вместе. Стаю, в состав которой входит несколько видов птиц, целесообразнее называть «смешанной группой». В зависимости от особенностей зимы тех или иных регионов, стайное поведение птиц одного и того же вида может существенно отличаться.

Лучше всего начинать наблюдения за птицами с момента их пробуждения. Следует учесть, что подходить к птицам можно не ближе 20—25 м. Нужно быть постоянно готовым к тому, что стайка может внезапно сорваться с места кормежки и совершить продолжительный перелет по лесу. В таком случае необходимо отметить направление перелета, а затем быстро догнать птиц. Важно проследить, через какой промежуток времени и с какой стороны к стайке присоединяются отдельные особи, другие стаи или группы птиц. Ориентироваться при этом лучше всего на слух.

В. Е. Флинт и С. А. Шилова-Крассова (1955) предлагают наблюдателю по мере продвижения птиц прикреплять к веткам кустов или деревьев через определенные промежутки времени заранее заготовленные листочки бумаги, с точным указанием времени пролета стайки. Затем маршрут (весь или его часть) картируется. Одновременно ведутся записи в дневнике, которые при последующей обработке маршрута позволяют понять общую картину дневной жизни синичьей стаи.

На наш взгляд, такая методика вполне применима в тех районах, где условия зимы мягкие. Если же исследователь проводит наблюдения за стаями птиц в регионах с суровой, относительно малоснежной зимой (температура воздуха —30——35° С, глубина снега 40—45 см), то методику работы можно несколько изменить. Время пролета стаи лучше записывать палкой прямо на снегу (обычно в холодные дни снегопадов не бывает). «Сбор» таких записей можно сделать, возвратившись по своим следам к началу маршрута. Это необходимо выполнить еще и по той причине, что во время преследования стайки птиц (особенно во время ее быстрого перелета) трудно заметить особенности данного биотопа. Кроме того, по характеру следов наблюдателя легко судить о скорости передвижения птиц в том или ином биотопе.

Во время наблюдений за стаями птиц одежда должна быть достаточно теплой, но легкой. При температуре воздуха —30——34° С следует одевать две шерстяные шапочки, толстый шерстяной свитер и легкую брезентовую куртку, брюки натягивать на валенки, чтобы снег не проникал в обувь. На руки обязательно следует надевать меховые варежки.

В условиях крайне морозной зимы Центральной Якутии (−48—−53 °С и ниже) методику наблюдений приходится существенно изменять.

В жестокие холода смешанные группы из синиц и поползней медленно продвигаются (в течение 0,5—1,5 часа птицы пролетают не более 150—200 м) по освещенным солнцем окраинам аласов, южным склонам распадков, пойменным лесам и т. д. Небольшая скорость передвижения смешанной группы птиц определяется относительно доступным и массовым кормом, которым являются семена даурской лиственницы. В то же время, медленно передвигаясь, птицы существенно уменьшают расход энергии. Так, при температуре воздуха — 54 °С синицы и поползни сильно хохлятся, крылышки их раздвинуты. По схеме Д. Морриса (Morris, 1956), у них отмечается 3-й тип положения перьев. Мелкие птицы становятся непугливыми и подпускают наблюдателя на 1—3 м.

В таких условиях не приходится совершать длительных передвижений за группами мелких насекомоядных птиц. Зерноядные птицы (чечетки, снегири) совершают более продолжительные перелеты, но, обнаружив хороший кормовой участок, задерживаются здесь до 30—45 мин. Мало двигаясь, наблюдатель уже через 1—1,5 часа начинает чувствовать действие мороза. Одеваться в таких случаях нужно очень хорошо. Идеальными являются меховая одежда и обувь. Но даже при такой одежде становится невозможным наблюдать за птицами более 2,5—3 часов. Поэтому мы предлагаем за 1—1,5 часа наблюдений хорошо запомнить стайку птиц, записать на снегу время, продолжительность их маршрута и возвратиться к жилью, где эти данные перенести в журнал. На следующий день в это время подойти к месту, где преследование птиц было прекращено, и продолжить маршрут, так как передвижение птиц по лесу в Центральной Якутии обычно проходит по одним и тем же местам 6—7, а иногда и более дней. Затем стайка перелетает в другой распадок или алас и кормится некоторое время на новом месте (Зонов, 1974).

В горных степях Тувы снежный покров зимой невелик (2—3 см). Частые ветры сдувают снег на значительной площади склонов гор. Здесь зимуют в основном зерноядные птицы (рогатые жаворонки, вьюрки, овсянки, ткачиковые), собирающие семена трав и кустарников на земле. Одновидовые стайки, а также смешанные группы птиц не подпускают наблюдателя близко, поэтому следить за ними надо с помощью бинокля. После снегопада многие птицы слетаются к стоянкам чабанов, окраинам поселков. В этом случае наблюдать за ними намного легче.

Собранный по стайному поведению материал оформляется в виде картосхем и излагается в тексте отчета или рукописи статьи.

Для того чтобы проследить частоту образования смешанных групп птиц по периодам зимы, можно отмечать их количество во время обычных учетных маршрутов. Затем показатели встреч смешанных групп пересчитываются на 10 км маршрута и представляются по следующему образцу (табл. 1).

Таблица 1

Частота встречающихся смешанных групп птиц зимой в Предбайкалье

Месяцы	X	XI	XII	I	II	III	IV
Пройдено маршрутами, км	120	150	232	314	183	197	80
Количество смешанных групп птиц на 10 км	1,7	3,3	5	4,3	3,6	1,9	0,3

Наблюдения за ночевками птиц

Специальные наблюдения за зимними ночевками (особенно мелких воробьиных птиц) проводятся редко. Места ночевок синиц, поползней, пищух, вьюрковых, овсянок и т. д. обнаруживаются случайно. Тем не менее к настоящему времени накоплено определенное количество сведений по этому интересному вопросу. Оказалось, что не только тетеревиные птицы используют для ночевок снежный покров. Под снегом (и в подземных ходах нор грызунов) проводят ночь значительное количество видов мелких воробьиных птиц (Формозов, 1961; Siivonen, 1962; Зонов, Водопьянов, 1963, 1966; Ларионов, 1965; Зонов, 1967; Кокшайский, 1971; Novikov, 1972 и др.). В Центральной Якутии в декабре 1973 г. отмечены случаи ночевок под снегом трехпалого дятла и желны.

Трудности, связанные с поиском мест зимних ночевок птиц, вознаграждаются интересными сведениями о зимнем приспособительном поведении. Периодические наблюдения утром и вечером, фиксация времени пробуждения и засыпания при различных условиях погоды дают точный материал по продолжительности активного состояния птиц. По привязанности птиц к местам своих ночевок можно судить и о степени их оседлости на определенной территории.

Приступая к зимним наблюдениям за ночевками птиц, исследователь должен помнить, что все дуплогнездники (дятлы, синицы, поползни) в большинстве регионов СССР используют одно и то же место ночлега (дупла, гайна белок, норы грызунов, подснежные пустоты, ниши в земле, сплетения корней и т. д.) в течение продолжительного периода зимы, а иногда и всей зимы. Виды, гнездящиеся на ветках или на земле, ночуют на ветках деревьев или кустов, на сплетениях корней поваленных ветром

деревьев или в снежных лунках и менее привязаны к местам своих ночевок, чем дуплогнездники. Преследование стаи зерноядных птиц, как правило, оканчивается неудачей. Прежде чем обосноваться в районе ночевки, птицы совершают продолжительный перелет, и наблюдатель не успевает проследить за ними.

К дуплогнездникам метод наблюдений вполне применим. За 1,5—2 часа до захода солнца наблюдатель выходит в лес и, встретив смешанную группу насекомоядных птиц, начинает осторожно продвигаться за ними. Через определенное время от смешанной группы начинают отделяться одновидовые стайки птиц, направляясь к своему месту ночлега. Исследователь должен принять быстрое решение, за какой стайкой продолжать наблюдение. Прибыв в район ночевки, стайка еще некоторое время кормится здесь, а затем птицы разлетаются к своим укрытиям, некоторое время еще перекликаясь между собой. Внезапно, словно по какому-то сигналу, птицы умолкают. Это означает, что через 15—20 с они скроются в своих ночных убежищах.

Ночевки зерноядных птиц легче обнаруживать, каждый вечер выбирая для наблюдений определенное место (обычно с хорошими защитными условиями) в том или ином биотопе. Прибыв туда за 30 мин до захода солнца, нужно ждать наступления темноты, прислушиваясь к лесным звукам. Если же птицы здесь не ночуют, то на следующий день обследуется другой участок.

Обнаруженное место ночлега одной птицы считается за одно наблюдение. Оно заносится в карточку. Г. А. Новиков (1949б) рекомендует для записи наблюдений стандартные карточки библиотечных каталогов (7×12 см). В карточку записываются дата, место, характеристика биотопа, условия погоды, вид птицы, время засыпания, наблюдение за ее поведением. В конце записей указываются инициалы и фамилия наблюдателя. В дальнейшем, проведя нужные наблюдения за птицей около места ночлега, убежище птицы раскапывается (если оно в земле под снегом или в снегу) или вскрывается (в дупле, гайне) и в карточку вносятся дополнительные сведения о строении ночного укрытия.

Если исследователю удалось обнаружить ночевки других особей одновидовой стайки или же смешанной группы, то места ночлега картируются. Это необходимо делать для последующего анализа особенностей поведения птиц в стаях и около ночевок.

Окончательные результаты изучения зимних ночевок птиц приводятся в следующей форме (табл. 2).

При необходимости изучения особенностей температурного режима в дуплах, занятых птицами, рекомендуется применяемая нами методика (Зонов, 1969). Найденные в лесу нежилые дупла выпиливаются из ствола дерева с запасом древесины с обоих торцов в 0,5 м. Торцы сверху и снизу прикрываются соломой. Такое дупло ставится на стеллаж под открытым небом около зимовья. Один датчик электротермометра (или спиртовый термометр) вводится в подстилку на желаемую глубину, другой —

Таблица 2

Места ночевок птиц

Виды	Количество наблюдений	Места ночевок, %			
		норы пищух	основания кустов караганы	ниши и щели скал	ветки кустов
Монгольский земляной воробей	12	83	17	—	—
Клушица	11	—	—	100	
Обыкновенная сорока	48	—	—	—	100

внутрь полости дупла через отверстия, просверленные в его стенке. Щели между стенками дупла и вставленными датчиками затыкают ватой и замазывают пластилином. На спиртовые термометры снаружи надевают чехлы, сшитые из толстого двойного слоя войлока. Отсчет показаний термометров проводится через каждые 1—2 часа. Пойманная заранее и выдержанная не менее трех суток птица помещается в дупло вечером, в то время, когда она засыпает в природе. Отверстие дупла прикрывается металлической сеткой, чтобы птица не могла вылететь из дупла. В то же время сетка не препятствует свободному доступу наружного воздуха.

После окончания экспериментов опытное дупло распиливается, а его характеристика приводится по следующему образцу (табл. 3).

Таблица 3

Характеристика подопытного дупла

Номер дупла	Дата опыта	Вид и состояние дерева	Вид птицы, гнездившейся ранее	Диаметр, мм		Полость дупла, мм	
				ствола	летного отверстия	высота	диаметр широкой части
1	2—3 II. 1966	сухая береза	синица-московка	200	30	110	65

Результаты опыта изображаются графически. На графике обозначаются кривые хода температуры воздуха в полости дупла, температуры подстилки, наружного воздуха и отмечается время пребывания птицы в дупле.

Изучение суточной активности

Зимой активность птиц в значительной степени зависит от погоды. Различные ее факторы по-разному воздействуют на птиц.

Наблюдения за активностью птиц проводятся в основном визуально с учетом погодных условий и измерением температуры термометром непосредственно в местах наблюдений. Скорость ветра лучше определять с помощью анемометра, при его отсутствии характеристика ветра дается приблизительно: безветренно, слабый, умеренный, сильный, очень сильный.

Продолжительность активного состояния дневных птиц устанавливается по времени их пробуждения и засыпания в течение нескольких дней подряд. Нужно учитывать, что с увеличением продолжительности дня сроки пробуждения и засыпания несколько меняются.

Все наблюдения по длительности активного состояния заносятся на карточки. После обработки собранных материалов составляется таблица по образцу (табл. 4).

Таблица 4

Продолжительность активного состояния поползня в зависимости от температуры воздуха

Температура воздуха, °С	Продолжительность суточной активности по месяцам			
	ноябрь	декабрь	январь	февраль
−5 — −10				
−11 — −16				

Влияние температуры воздуха можно установить наблюдениями за характером посещения птицами кормовых столиков. При этом можно попутно изучать поведение птиц, а перемещая столики — оседлость различных видов (К. А. и Е. К. Вилкс, 1964).

На каждом столике необходимо прикармливать птиц в течение 8—10 суток. После этого определяется температура воздуха и время прилета и отлета, продолжительность и частота кормления. На каждый вид заполняется отдельная карточка, где указывается место, дата, биотоп, условия погоды и наблюдения за птицей.

Во время экскурсий в дни с различными условиями погоды проводятся визуальные наблюдения за особенностями поведения птиц во время сильных морозов (оттепелей), снегопадов, ветра и т. п. При этом нужно отмечать степень распушенности перьев, скорость передвижения, ярусы леса, где отыскивают корм птицы,

их поведение. В конце дня все эти данные записываются в полевой журнал, после чего сведения по каждому виду вносятся в карточки.

Наблюдения за совами проводятся в сумерках. Места охоты птиц отыскиваются днем по своеобразным отпечаткам в снегу, оставляемым совами при ловле мышевидных грызунов и землероек.

Полученные в процессе работы сведения заносятся в полевой журнал и в карточки. После обработки материала составляются таблицы и дается его описание.

Сбор материалов по питанию

Изучение зимнего питания птиц имеет свои особенности. Если летом в желудке отстрелянной птицы ряд компонентов пищи еще некоторое время продолжает перевариваться (М. Д. Зверев, 1939; Л. К. Шапошников, 1946), то зимой при низкой температуре воздуха этот процесс значительно замедляется. Следовательно, в желудке сохраняется больше остатков корма.

Резкое сокращение численности видов к зиме во многих регионах СССР не позволяет проводить массовый отстрел или отлов птиц для исследования содержимого их желудков. Ежемесячный сбор 50—60 желудков по каждому виду (Формозов, 1934) зимой практически становится невозможным. Особенно это относится к районам, где зима крайне суровая и птиц очень мало. Массовый отстрел птиц, переживающих тяжелый период года, не следует проводить и по моральным соображениям.

Массовый материал можно получить визуальным методом, наблюдая за питанием птиц. Для группы насекомоядных птиц наблюдатель получает материал, характеризующий принципиальные отличия в питании тех или иных видов (насекомоядный, смешанный или зерноядный характер питания). Наблюдения за многими воробьиными (врановыми, вьюрковыми, овсянками, свиристелями и др.), куриными, хищными, совами дают более конкретное представление о потребляемых ими кормах. Естественно, при этом исследователь получает данные лишь по процентному соотношению встречаемости различных кормовых объектов.

Во время наблюдений отмечается время суток, объект питания (насекомые в щелях коры, семена трав, кустарников, деревьев, почки, сережки и т. д.). Каждое наблюдение принимают за один случай. В течение экскурсии можно собрать большой материал по питанию нескольких видов птиц. Каждый отдельный случай или ряд случаев по одному виду заносится в карточки. Результаты обработки материала оформляются следующим образом (табл. 5).

Таблица 5

Зимнее питание обыкновенного снегиря

Количество наблюдений	Процентное соотношение наблюдаемых кормов				
	семена			плоды дикой яблони	ягоды рябины
	березы	ольхи	конопли		

Анализ содержимого желудков, несмотря на ряд недостатков, является относительно точным. К отстрелянной птице прикрепляется этикетка, где указывается дата, место, биотоп, вид птицы, время добычи. Из желудка извлекается его содержимое и после определения видовой или родовой принадлежности животных и растительных остатков их распределяют по кучкам. Приблизительно определяется доля каждого корма в общем объеме пищи в процентах. После этого данные анализа заносятся в карточку (дата, место, биотоп, вид птицы, ее пол, время добычи, степень наполнения желудка, процентное соотношение кормов от общего объема пищи). После обработки сведений составляется таблица по питанию (табл. 6).

Таблица 6

Зимнее питание синиц

Виды синиц	Корма, %				
	мелкие жуки	яйца насекомых	личинки жуков	семена лиственницы	семена ели
Буроголовая гаичка	$\frac{26}{64}$				

Примечание. Числитель — процент от общего объема корма в желудке; знаменатель — процент от числа встреченных

В желудках крупных птиц (сов), где хорошо сохраняются различные корма, можно подсчитывать не долю его в общем объеме пищи, а количество экземпляров в желудке (табл. 7).

Таблица 7

Питание длиннохвостой неясыти

Вид корма	Количество экземпляров	Процент пищевых объектов от	
		общего количества экземпляров всех съеденных животных	числа встреченных во всех желудках

Определенное значение для анализа особенностей поиска корма птицами имеет выявление предпочитаемых ими пород деревьев или кустарников. Для этого проводятся визуальные наблюдения в различных биотопах, где отмечаются случаи кормления птиц на деревьях и кустарниках. Данные наблюдений вносятся в карточку или полевой журнал, затем представляются по образцу (табл. 8).

Таблица 8

Процентное соотношение встречаемости дятлов на различных древесных породах в разных биотопах во время кормления

Виды дятлов	Количество встреченных птиц в			
	сосняке		березняке	
	сосна	осина	береза	лиственница

Кроме того, у насекомоядных птиц отмечается степень использования различных частей дерева или кустарника. Визуальными наблюдениями определяется частота поиска корма на стволе, ветках дерева или кустарника (табл. 9).

Таблица 9

Количество синиц, встреченных на различных частях дерева

Вид птиц	Количество встреченных птиц, %	Ствол высотой, м			Ветви диаметром, см		
		до 2	от 2 до 10	от 10 и выше	менее 1	от 1 до 4	от 5 и толще

При сборе и анализе материалов по питанию птиц (особенно мелких насекомоядных видов) нужно учитывать, что степень потребления ими животных и растительных кормов даже в различное время суток может существенно меняться. Так, по нашим наблюдениям и данным Ю. В. Богородского (1970), в Предбайкалье гаички и длиннохвостые синицы в вечернее время поедают большее количество семян, чем животных кормов.

ЛИТЕРАТУРА

Богородский Ю. В. Некоторые особенности питания мелких воробьиных зимой.— «Изв. Иркутского сельскохозяйственного ин-та», 1970, т. 26, вып 3, с. 130—133.

Вилкс К. А., Вилкс Е. К. Экспериментальные исследования территориального поведения синиц и поползней.— В сб: Материалы 3-й Всесоюзн орнитол. конференции. Львов, Изд-во Львовского ун-та, 1962, ч. 1, с 65—67.

Герке А. А. К биоценологии синичьих стай — «Зоол. журн», 1932, т. 11, вып. 3—4, с 90—123.
Зверев М. Д. Питание птиц и методика его исследования — «Природа», 1939, вып. 8, с 72—73
Зонов Г. Б. Зимние скопления мелких птиц как фактор возможного распространения зоонозных заболеваний.— В сб Докл. Иркутского противочумного ин-та, Кызыл, 1966, т. 7, с. 223—227.
Зонов Г. Б. Зимние ночевки синиц в Предбайкалье — «Орнитология», Изд-во МГУ, 1967, вып. 8, с. 351—354.
Зонов Г. Б. Характеристика зимнего температурного режима в дуплах, занятых птицами.— В сб.: Перелетные птицы и их роль в распространении арбозирусов. Новосибирск, «Наука», 1969, с 102—108.
Зонов Г. Б. Адаптация птиц к условиям зимы Центральной Якутии — В сб.: Материалы 6 Всесоюзн. орнитол. конференции. М, Изд-во МГУ, 1974, с 52—53.
Зонов Г. Б., **Водопьянов Б. Г.** Зимние ночевки буроголовых гаичек в норах грызунов.— В сб.: Докл. Иркутского противочумного ин-та. Горно-Алтайск, 1963, т. 5, с. 153—155.
Зонов Г. Б., **Водопьянов Б. Г.** Сведения о зимних ночевках некоторых птиц в Предбайкалье — «Научн. докл. Высшей школы, биологические науки», 1966, вып. 1, с. 34—36.
Кокшайский Н. В. Подснежная ночевка ополовничков.— «Тр. Окского гос. заповедника», 1971, вып. 8, с. 247—251.
Ларионов Г. П. Фауна зимующих птиц центральных районов Якутии.— В сб: Тезисы докл. 2-й научн. сессии. Восточносибирский Совет по коорд. и планир. научн.-иссл. работ по технич. и естеств. наукам. Иркутск, Изд-во политехнического ин-та, 1965, с. 200—201.
Михеев А. В. К вопросу о формировании стай у птиц и распределении выводков — «Зоол. журн», 1950, т. 29, вып. 2, с. 159—163.
Новиков Г. А. Суточная жизнь лесных птиц в Субарктике — «Зоол. журн.», 1949а, т. 28, вып. 5, с. 461—470.
Новиков Г. А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. М., «Советская наука», 1949б, 602 с.
Новиков Г. А. Материалы по питанию лесных птиц Кольского полуострова.— «Труды Зоол. ин-та АН СССР», 1952, т. 9, вып. 4, с. 1155—1198.
Новиков Г. А. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. Л., Изд-во Ленинградского ун-та, 1959, 351 с.
Раевский В. В. Опыт количественной характеристики зимней фауны птиц тайги Западной Сибири.— В кн: Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М., Изд-во АН СССР, 1952, с 294—303.
Флинт В. Е., **Шилова-Крассова С. А.** К методике наблюдений за синичьими стаями — «Зоол. журн», 1955, т. 34, вып. 6, с 1386—1388.
Формозов А. Н. К вопросу о межвидовой конкуренции.— «Докл. АН СССР», 1934 т. 3, вып. 3, с · 197—201.
Формозов А. Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. М, Изд-во МОИП, 1946, 141 с.
Формозов А. Н. Спутник следопыта. М, Изд-во МОИП, 1952, 360 с.
Формозов А. Н. Снежный покров северной Евразии и его значение в экологии и распространении млекопитающих и птиц — В сб: XIX Международный географический конгресс в Стокгольме. М, Изд-во АН СССР, 1961, с 225—233.
Шапошников Л. К. К вопросу о ходе опорожнения желудка у птиц.— «Зоол. журн», 1946, т. 25, вып. 4, с. 357—358
Morris D. The feather postures of birds and the problem of the origin of social signals.—"Behaviour", 1956, 9, 2—3, 75—113.
Novikov G. A. The use of under-snow refuges among small birds of the sparrow family —"Aquilo Ser. Zool", 1972, 13, 95—97
Siivonen L. Die Schneemenge als uber winter ungsokologischer Faktor —"Sitzungsber. Finnischen Akad. Wissensch.", 1962, 111—125.

УДК 598.2 : 591.2

МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО СБОРУ МАТЕРИАЛА ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ БОЛЕЗНЕЙ ПТИЦ И ИХ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ

Г. И. ВОЛЬСКИС
Институт зоологии и паразитологии АН ЛитССР, Вильнюс

При сборе материала для исследования болезней птиц и выявления их возбудителей следует обратить внимание на следующие основные вопросы: 1) оценка отрицательного воздействия болезней и паразитов на хозяина; 2) определение состава инвазионных болезней и их возбудителей; 3) определение состава инфекционных болезней и их возбудителей.

В связи с необходимостью стандартизации методик для получения сравнимых материалов требуется единое методическое руководство по сбору и обработке полученных данных.

Подробные сведения о вскрытии, сборе, фиксировании и определении паразитов, а также о клинических картинах инфекционных болезней птиц дается в приведенной библиографии.

Оценка отрицательного воздействия паразитов и вызываемых ими болезней хозяина

Паразит на хозяина может оказывать отрицательное воздействие различными путями. Среди них принято различать: 1) механическое воздействие; 2) использование питательных веществ, необходимых для нормальной жизнедеятельности хозяина; 3) выделение паразитом токсических веществ; 4) создание благоприятных условий для проникновения микробов и вирусов; 5) общее ослабление организма хозяина (Догель, 1962).

Падеж диких птиц, вызванный паразитарной (инвазионной) болезнью, констатируется сравнительно редко. Паразитические виды в своей эволюции приспособились воздействовать на организм хозяина долгое время, так как после его смерти погибают сами.

Для возникновения и клинического проявления инвазионной болезни необходимы сильная патогенность или болезнетворность паразита и высокая интенсивность заражения. Когда дело касается диких птиц, обычно констатируются возбудители, а о самих болезнях можно говорить только относительно.

Оценить отрицательное влияние болезней и паразитов на дикую птицу в экономическом отношении довольно трудно, обычно

9 Заказ № 6028

удается выявить зоны массовой (частичной, единичной) гибели определенного вида птицы от инфекционных болезней, очаги заражений и границы распространения. Исследуется также возможность переноса болезней на человека и домашних животных.

Сбор, фиксация и пересылка материала

Приступая к сбору данных, орнитолог определяет, нужно ли исследовать на наличие паразитов, а по клинической картине болезни устанавливает возможных возбудителей инфекционных болезней. Задача орнитологов заключается в следующем: отметить общие симптомы заболевания, определить видимые (наружные) патологические изменения и переслать патологический материал для исследования на инфекционные или инвазионные заболевания. Само обследование целесообразнее выполнять специалистами в областных, республиканских и районных ветеринарных лабораториях, научно-исследовательских институтах и в других учреждениях подобного рода. Лабораторные методы исследования в ветеринарии сложны, для их выполнения необходима специальная аппаратура.

Инвазионные болезни и их возбудители — паразиты

При изучении паразитов птиц и вызванных ими инвазионных (паразитарных) болезней желательно проведение полного паразитологического обследования всех органов и тканей на присутствие различных групп экто- и эндопаразитов. Для паразитологической характеристики представителей одной популяции данного вида требуется около 20—50 особей, при этом добытые птицы должны равномерно распределяться по сезонам. Редкие виды обследуют на доступном количестве особей. Полученные таким образом данные, как правило, достаточно полно характеризуют видовой состав паразитов изучаемой птицы, экстенсивность и интенсивность инвазии. Анализируя инвазионные болезни, обычно рассматривают следующие вопросы:

1. Арахно-энтомозы: а) болезни, вызываемые перьевыми клещами (кнемидокоптоз ног и тела, эпидермоптозы); б) маллофагозы; в) повреждения, причиняемые обитающими в гнездах эктопаразитами (аргасовыми клещами, иксодовыми клещами и клопами).

2. Протозойные болезни: а) болезни, вызываемые жгутиковыми (Mastigophora); б) болезни, вызываемые споровиками (Sporozoa), кокцидиозы, гемопротеозы, лейкоцитозоозы, малярия, саркоспоридиозы, токсоплазмозы.

3. Гельминтозы: а) трематодозы, б) цестодозы, в) нематодозы, г) акантоцефалезы.

Полное паразитологическое вскрытие состоит из двух этапов: 1) сбор наружных паразитов и взятие крови; 2) вскрытие для добывания внутренних паразитов. Прежде чем приступить к наружному осмотру птиц, надо сделать 5—6 мазков крови из крыловой вены (в случае невозможности взять кровь сразу после смерти, берут позже). Во время вскрытия кровь берут непосредственно из сердца. Мазки высушивают, фиксируют их метиловым спиртом, а на краю стекла пишут тушью номер птицы. На мазках могут быть обнаружены спирохеты, жгутиковые или споровики. Для обнаружения возбудителей малярии берут так называемую толстую каплю крови. Для этого 2—3 капли наносят на предметное стекло и размазывают иглой. После высушивания их сразу же окрашивают смесью эозин-азура по Романовскому.

Каждую убитую птицу сразу же помещают отдельно в плотно завязанный полиэтиленовый или полотняный мешочек, так как эктопаразиты очень быстро покидают труп.

При обследовании убитой птицы сначала собирают со стенок мешочка быстро движущихся эктопаразитов, а потом начинают наружный осмотр трупа. Для сбора полостных клещей (Rhyponyssidae), локализующихся в носовой полости, вскрывают ее со стороны нёба и рассматривают под бинокуляром. Всех эктопаразитов — кровососущих мух, пухоедов, иксодовых, аргасовых, гамазовых, ринонисид, краснотельковых и перьевых клещей — помещают по группам в отдельные пробирки и фиксируют в 70° спирте. В каждую пробирку помещается этикетка из плотной бумаги со следующими данными: название птицы, ее номер в регистрационном журнале, название группы паразитов, место локализации паразита (перья, кишечник и т. д.), район или место исследования, дата обследования или вскрытия и фамилия сборщика или вскрывающего. Пробирки плотно закрывают ватой и помещают в большие бутыли с консервирующим раствором. Каждую пробу необходимо зарегистрировать в тетрадь или журнал с указанием всех вышеуказанных данных. На теле хозяина постоянно живут только пухоеды и перьевые клещи, а блохи, кровососущие мухи, иксодовые, гамазовые и аргасовые клещи являются временными эктопаразитами. Они бо́льшую часть времени проводят в гнездах птиц, поэтому гнезда птиц следует обследовать для их выявления.

Собранные гнезда помещают в плотные матерчатые или полиэтиленовые мешочки, вложив этикетки с вышеуказанными обязательными данными, плотно завязав их. Изучать и классифицировать их следует как можно быстрее после сбора. В случае невозможности провести исследование их надо помещать в прохладное, влажное место и разбирать в течение ближайших дней. Гнезда обследуют в белой эмалированной кювете. Чтобы быстро передвигающиеся блохи и кровососущие мухи не расползлись, в мешочек с гнездом за несколько минут до разбора помещают тампон ваты, смоченной эфиром или хлороформом. Блох и дру-

тих эктопаразитов отбирают пинцетом или кисточкой, смоченной 70° спиртом, для них также подготавливают этикетки.

Собирание наружных паразитов важно с точки зрения выявления переносчиков возбудителей паразитарных и инфекционных болезней.

После сбора эктопаразитов птицу вскрывают. Наиболее точные результаты при вскрытии птиц можно получить в течение первых восьми часов после смерти, когда ее внутренние органы полностью не остыли. Если нет возможности вскрыть птицу в указанный срок, это делают позже, но поместив до вскрытия в холодное место. Перед вскрытием необходимо осмотреть поверхность кожи и подкожную клетчатку. Всякого рода нарывы и опухоли прорезают и исследуют под лупой или микроскопом для определения личиночных форм гельминтов.

Порядок извлечения из трупа внутренних органов зависит от того, какой орган или система повреждены выстрелом. Поврежденные органы в первую очередь изолируют в отдельную посуду (кювета, таз, чашки Петри). Все другие органы, а также части кишечника раскладывают отдельно. Кроме того, извлекают глаза, спинной и головной мозг, вскрывают носовую и ротовую полости. После этого тщательно осматривают полость тела. Кровь и жидкость из грудной и брюшной полостей собирают в отдельную посуду.

Более крупные органы (желудок, кишечник, легкие, печень) исследуются методом последовательного отмывания, мелкие соскобы со слизистых оболочек органов исследуют компрессорным методом.

Вскрыв отделы пищеварительного тракта (задняя, слепые и тонкие кишки), осматривают его содержимое: каловые массы кладут в физиологический раствор для отыскания кокцидий, готовят также мазки на простейших, выбирают видимых паразитических червей. Оставшееся содержимое кишечника разбавляют водой, дают отстояться (15 минут), затем верхний слой жидкости сливают, а к осадку добавляют новую порцию воды; так делают до тех пор, пока содержимое кишечника окажется начисто отмытым. После этого осадок малыми порциями наливают в чашки Петри и осматривают под лупой. Обнаруженных гельминтов собирают отдельно из каждого органа, отмывают в воде, умерщвляют, помещая в отдельную посуду с фиксирующей жидкостью. Для фиксации трематод и цестод требуется 70° спирт, а нематод — жидкость Барбагало.

Фиксирующие жидкости изготавливаются следующим способом:

70° спирт — к 100 см^3 исходного спирта (96°) прибавляют 39 см^3 воды. Жидкость Барбагало — 9 г поваренной соли растворяют в 1 л дистиллированной воды и к нему прибавляют 30 см^3 40%-го формалина.

Для исследования желудка, легких, печени, сердца, кровеносных сосудов также используется метод последовательных смывов. Легкие вскрывают ножницами по ходу бронхов, а паренхиму разрывают на мелкие кусочки; от печени отделяют желчный пузырь, а саму печень вскрывают ножницами по ходу всех крупных желчных ходов и разрывают на мелкие кусочки.

Инфекционные болезни и их возбудители

Среди инфекционных болезней принято выделять:

1. Болезни эмбрионов (бактериальные, вирусные и грибковые).

2. Бактериальные инфекции (сальмонеллезы, бруцеллез, туляремия, чума, листерелез, туберкулез, ботулизм).

3. Вирусные инфекции, передаваемые при помощи укуса членистоногих (арбовирусов).

4. Грибковые болезни (аспергиллез).

Орнитологи должны распознать основные черты клинической картины той или иной инфекционной болезни, опознать заболеваемость и собрать материал для дальнейшего обследования. Компетентные работники ветеринарных учреждений, куда посылается материал для обследования, устанавливают окончательный диагноз.

В данной работе характеризуются некоторые специфические черты клинической картины наиболее часто встречающихся инфекционных болезней птиц:

1) орнитоз — болеют многие виды домашних и диких птиц (пока отмечено всего 98 различных видов: рябчики, голуби, кукушки, попугаи, синицы, сойки, камышовки, дрозды, овсянки). Клиническая картина заболевания отдельных видов неодинакова. Например, молодые голуби плохо оперяются, появляется понос зеленоватого цвета, заболевание продолжается 1—3 дня и часто заканчивается гибелью; у взрослых голубей возникает светобоязнь, обильное слезотечение, покраснение конъюнктивы, иногда глазная щель заклеивается;

2) чума — отмечена у представителей отряда куриных и голубей. Клинические признаки при отдельных вспышках разнообразны: птица малоподвижна, клювом упирается в землю, происходит помутнение роговицы глаз; при поражении центральной нервной системы делает движение по кругу, наблюдается паралич ног и др.;

3) бруцеллез — болеют животные разных групп, в том числе и птицы. Клинические признаки не всегда ярко выражены (поносы, бледность гребешков, отеки в области суставов и глаз, часто яйца без скорлупы);

4) токсоплазмоз — болеют домашние птицы, констатировано также у голубей, дятлов и хищных птиц (И. Г. Галузо, Д. Н. Засухин, 1964), клинические признаки — манежные движения, шаткая походка, слепота, паралич, понос;

5) туберкулез — отмечен примерно у 70 видов птиц, особенно распространен среди куриных (М. К. Юсковец, 1953). Как правило, клинические симптомы этой болезни появляются только при генерализованном процессе. Иногда птицы становятся малоподвижными, резко худеют, отмечаются хромота, образование опухолей и т. д.

Трупы птиц обычно доставляют в лабораторию в целом виде. Их предварительно завертывают в непромокаемую бумагу или в мешковину (полотно), смоченную раствором фенола, креолина или лизола, а затем упаковывают в металлический или плотный деревянный ящик со стружками или опилками. Упаковка должна гарантировать от распространения инфекции.

В лабораторию направляют сопроводительное письмо, в котором указывается: 1) адрес; 2) название места и дата сбора птиц; 3) количество посылаемых трупов; 4) их вид и возраст; 5) основные изменения, обнаруженные при осмотре трупов на месте; 6) предполагаемая причина падежа; 7) на какие заболевания следует произвести исследование; 8) фамилия, имя и отчество.

Инфекционные заболевания обычно вызывают патологические изменения разных органов или систем. Например, при пастереллезе (холера птиц) самым характерным признаком является кровоизлияние в слизистых оболочках. При оспе на коже птиц (чаще всего на гребне, бородке, сережках, у основания клюва, в углах рта, на щеках) появляются круглые приподнятые пятнышки, которые затем превращаются в эпителиомы, похожие на «бородавки» размером 5—6 мм в диаметре, превращающиеся в сплошной струп.

Для диагностики многих инфекционных заболеваний, особенно арбовирусных инфекций, производится исследование крови, техника взятия которой зависит от характера исследования. Для серологических методов исследования кровь берут стерильными иглами из крыловой вены. На месте взятия крови кожу выстригают и дезинфицируют спиртом или 5%-ным раствором йода. Пробирки с кровью закрывают стерильными ватными пробками. Взятая кровь для свертывания зимой ставится в теплое, летом — в прохладное и темное место. Сыворотку или цельную кровь необходимо доставить в лабораторию не позже 2—3 суток с момента взятия. Сыворотку крови можно запаять в ампулы и хранить при 4 °С. На каждой пробирке с кровью ставят номер, соответствующий виду птицы в списке, фамилию отправителя, дату взятия крови. С пробами крови направляется также сопроводительное письмо.

ЛИТЕРАТУРА

Агринский И. И. Методы лабораторных исследований патогенных простейших.— В кн · Методы изучения паразитологической ситуации и борьба с паразитозами с.-х. животных. Киев, Изд-во АН УкрССР, 1961, с. 53—85

Болезни птиц. (Составитель Орлов Ф. М.). Изд-во с.-х. литературы, журн. и плакатов. М., 1962, 543 с.

Быховская-Павловская И. Е. Трематоды птиц фауны СССР. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1962, 407 с.

Вольскис Г. Методические указания к сбору материала для главы 8 «Болезни и паразиты» — В сб : Материалы V заседания Межсекционной рабочей группы по проблеме «Исследование продуктивности вида в пределах ареала». Вильнюс, 1973, с. 131—136.

Галузо И. Г., Засухин Д. Н. Токсоплазмоз человека и животных — актуальная паразитологическая проблема — В кн : Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии. Фрунзе, 1964, с. 164—173.

Гуща Г. И. Методика сбора и изучения краснотельковых клещей (тромбикулид).— В кн.: Методы изучения паразитологической ситуации и борьба с паразитозами с.-х. животных. Киев, Изд-во АН УкрССР, 1961, с. 182—192.

Дубинина М. Н. Паразитологическое исследование птиц. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1955, 135 с.

Дубинина М. Н. Ремнецы (Cestoda: Ligulidae) фауны СССР. Монографическое исследование. М.-Л., «Наука», 1966, 260 с.

Догель В. А. Общая паразитология. Переработ. и дополн. Ю. И. Полянским и Е. М. Хейсиным. Ленинградский ун-т. Л., 1962, 464 с.

Емчук Е. М. Аргасовые и иксодовые клещи, их распространение на Украине и методы сбора — В кн.: Методы изучения паразитологической ситуации и борьба с паразитозами с.-х. животных. Киев, Изд-во АН УкрССР, 1961, 167—351.

Маркевич А. П. Сбор и обработка материалов по пухоедам (Mallophaga) и вшам (Anoplura).— В кн.: Методы изучения паразитологической ситуации и борьба с паразитозами с.-х. животных. Киев, Изд-во АН УкрССР, 1961, с. 192—198.

Орлов И. В., Агринский Н. И., Никольский С. Н. Практикум по ветеринарной паразитологии. М., Изд-во с.-х. литературы, журналов и плакатов, 1962, 318 с.

Павловский Е. Н., Токаревич К. Н. Птицы и инфекционная паразитология человека. Л., «Медицина», 1966, 227 с.

Рыжиков К. М. Определитель гельминтов домашних водоплавающих птиц. М, «Наука», 1968, 258 с.

Рыжиков К. М., Губанов Н. М., Толкачева Л. М., Хохлова И. Г., Зиновьева Е. Н., Сергеева Т. П. Гельминты птиц Якутии и сопредельных территорий (цестоды и трематоды). М, «Наука», 1974, 340 с.

Рыжиков К. М., Губанов Н. М., Толкачева Л. М., Хохлова И. Г., Зиновьева Е. Н., Сергеева Т. П. Гельминты птиц Якутии и сопредельных территорий (нематоды и акантоцефалы). М, «Наука», 1973, 204 с.

Скрябин К. И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. Изд-во Первого Моск. гос. ун-та, 1928, с 1—45.

Спасская Л. П. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды М, «Наука», 1966, 698 с.

Юркина В. И. Методика сбора и изучения блох — В кн Методы изучения паразитологических ситуаций и борьба с паразитозами с.-х. животных. Киев, Изд-во АН УкрССР, 1961, с 198—210.

Юсковец М. К. Туберкулез сельскохозяйственных животных М., 1953 с. 317—326.